Colección
NUEVA TECNICA

Bosques templados de Chile y Argentina

Variación, Estructura y Dinámica

ECOLOGÍA FORESTAL

CLAUDIO DONOSO ZEGERS

conaf

EDITORIAL UNIVERSITARIA

VISIT…

LANZAROTE
Caliente.COM

BOSQUES TEMPLADOS
DE CHILE Y ARGENTINA

Colección
NUEVA TECNICA

© 1993, CLAUDIO DONOSO ZEGERS
Inscripción N° 86.342. Santiago de Chile

Derechos de edición reservados para todos los países por
© Editorial Universitaria, S.A.
María Luisa Santander 0447. Fax: 56-2-2099455
Santiago de Chile

Ninguna parte de este libro, incluido el diseño de la portada,
puede ser reproducida, transmitida o almacenada, sea por
procedimientos mecánicos, ópticos, químicos o
electrónicos, incluidas las fotocopias,
sin permiso escrito del editor.

ISBN 956-11-0926-3
Código interno: 010941-K

Texto compuesto con matrices *Linotron Baskerville 11/13*

Se terminó de imprimir esta
TERCERA EDICIÓN
de 1.000 ejemplares
en los talleres de Editorial Universitaria,
San Francisco 454, Santiago de Chile,
en el mes de junio de 1995.

CUBIERTA
Fotografía de *Juan Meza-Lopehandía.*

AUTORIZADA SU CIRCULACIÓN EN CUANTO
A LOS MAPAS QUE CONTIENE ESTA OBRA POR
RESOLUCIÓN N°166 DEL 17 DE AGOSTO DE 1993,
DE LA DIRECCIÓN DE FRONTERAS Y LÍMITES DEL ESTADO,
DE CONFORMIDAD CON EL ART. 2°, LETRA G) DEL D.F.L. N°83
DE 1979 DEL MINISTERIO DE RELACIONES EXTERIORES.

conaf
corporación nacional forestal

IMPRESO EN CHILE / PRINTED IN CHILE

Bosques templados de Chile y Argentina

VARIACIÓN, ESTRUCTURA Y DINÁMICA

CLAUDIO DONOSO ZEGERS

Tercera edición

EDITORIAL UNIVERSITARIA

A mi nieto Vicente, niño símbolo
de la generación en la cual vuelco
mi esperanza en que el hombre
logre vivir en armonía
con la naturaleza

A Sonita, mi esposa querida
que fue apoyo permanente
en mi lucha por el Bosque Nativo
y que hoy habita los jardines de Dios.

CLAUDIO DONOSO Z.

634.95
D719
(BC)
67620

ÍNDICE

Prólogo
11

Agradecimientos
13

Introducción
Ecología Forestal y Silvicultura
15

Ecología Forestal, Silvicultura y Conservación
19

Primera Parte
VARIACIÓN EN LAS ESPECIES FORESTALES
23

CAPÍTULO I
Variación de las especies forestales y genecología 25
1. Introducción 25
2. Componentes y causas de la variación 27
   - Adaptaciones al clima 27
   - Adaptaciones al suelo 31
   - Adaptaciones a organismos 31
   - Adaptaciones al fuego 32
3. Fenotipo y Plasticidad 33
   - Ejemplos de plasticidad fenotípica en los bosques templados sudamericanos 35
4. Fenotipo y Variación genética 39
   - Fuentes de variación genética 41
5. Genecología o estudio de las razas ecológicas 44
   - Diferenciación genecológica 46
   - Variación continua o clinal 47
     - Ejemplos de variación clinal en los bosques templados sudamericanos 50
   - Variación discontinua, ecotípica o racial 55
     - Ejemplos de variación ecotípica en bosques templados sudamericanos 56
6. Poblaciones marginales 64
7. Generalización sobre diferenciación genecológica 67
8. Hibridación e introgresión 70

Segunda Parte
ESTRUCTURA Y CLASIFICACIÓN DE LAS COMUNIDADES FORESTALES
83

CAPÍTULO II
Estructura y clasificación de las comunidades forestales 85
1. Sinecología 85
2. La comunidad forestal y terminología asociada 85
3. Análisis estructural de la comunidad forestal 90
   - Composición florística y fisionomía 90
     - Clasificación de bosques en función de su composición 93

Hempe 8-1-96

231381

- Aspectos biológicos y económicos de los rodales puros y mixtos 95

Estructura de la vegetación 98

A. Estructura vertical o estratificación de la vegetación 99

- Clasificación de bosques en función de su distribución de edades 104
- Aspectos biológicos y económicos de los rodales coetáneos y multietáneos 108
- Clasificación de los árboles en función de las clases de copas 111

B. Estructura o distribución horizontal de la vegetación 114

- Asociación entre especies diferentes 118
- Efectos del tamaño de parcela en la detección del tipo de distribución horizontal y en el análisis de asociación entre especies 121
- Métodos puntuales de detección del tipo de distribución horizontal de una especie y de asociación entre especies 124

C. Estructura cuantitativa o abundancia de la vegetación 126

- Densidad 126
- Frecuencia 128
- Cobertura 131
- Estructura de un rodal 134

CAPÍTULO III

Variación espacial de las comunidades 137

1. Conceptos 137
2. Evaluación y análisis de la variación espacial de las comunidades 143
3. Conclusiones respecto de la variación espacial de las comunidades forestales 153
4. Variación espacial de los bosques templados de Sudamérica (Chile-Argentina) 155
   - Bosques mediterráneos de Chile 155
   - Bosques del sur de Chile y Argentina 159

Tercera Parte
DINÁMICA DE LOS BOSQUES
167

CAPÍTULO IV

Análisis del origen y desarrollo de una comunidad forestal 169

1. Introducción 169
2. La flora 170
3. El hábitat 170
   - Accesibilidad al hábitat 171
4. Capacidad competitiva 173
5. Tiempo 182

CAPÍTULO V

Ecología de la regeneración 183

1. Introducción 183
2. Aspectos ecológicos de la floración, fructificación y producción de semillas 184
3. Fructificación, producción de semillas y periodicidad 191
4. Diseminación de frutos y semillas 199
5. La germinación de las semillas 209
6. Establecimiento y mortalidad de plántulas 215

CAPÍTULO VI

Crecimiento y desarrollo 221

1. Introducción 221
2. Crecimiento de la raíz 222
3. Crecimiento del tallo 226

CAPÍTULO VII

Tipos de cambios en la vegetación 239

1. Introducción 239
2. Cambios direccionales en la vegetación o sucesión 240
   - Tipos de sucesión 241
   - Causas alogénicas y autogénicas de la sucesión 245
   - Efectos medioambientales del proceso sucesional (tendencias sucesionales) 248
   - Conceptos relacionados con el clímax 252
3. Cambios cíclicos de la vegetación 258

Cuarta Parte
ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LOS BOSQUES
TEMPLADOS DE AMÉRICA DEL SUR
(Chile y Argentina)
265

CAPÍTULO VIII
Clasificación e historia de los bosques templados sudamericanos 267
1. Los bosques templados sudamericanos en el contexto global 267
2. Clasificaciones de los bosques templados sudamericanos 268
3. Los bosques templados de Chile y Argentina durante las edades glaciales e interglaciales 275
   – Antecedentes sobre la vegetación en el Mesozoico y Terciario 279
   – Historia cuaternaria de la vegetación 280
      • Patagonia y Tierra del Fuego 280
      • Región de los canales 281
      • Chiloé y Región de Los Lagos 281
      • Región Mediterránea 287

CAPÍTULO IX
Antecedentes sobre la dinámica de los bosques del tipo forestal esclerófilo 289
1. Descripción general 289
2. Estructura y dinámica 293

CAPÍTULO X
Estructura y dinámica de los bosques dominados por las especies de Nothofagus 303
1. Introducción 303
2. Tipo forestal Roble-Hualo 304.
   – Bosquetes costeros septentrionales de Roble-Hualo 306
   – Bosques andinos de Roble de altura 308
   – Bosques de Hualo 314
   – Bosquetes de Ruil 320
   – Bosquetes de Raulí 321
   – Bosques higrófilos de quebradas 322
   – Consideraciones sobre conservación del tipo forestal Roble-Hualo 322
3. Tipos forestales Roble-Raulí-Coigüe y Coigüe-Raulí-Tepa 324
   – Antecedentes y descripción 324
   – Dinámica 332
      • Bosques de tierras bajas dominados por *Nothofagus obliqua* 334
      • Bosques de altitudes medias dominados por *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus alpina* 339
4. Tipos forestales Lenga y Coigüe de Magallanes 351
   – Antecedentes y descripción 351
   – Dinámica 358

CAPÍTULO XI
Estructura y dinámica de los bosques dominados por especies de coníferas 371
1. Introducción 371
2. Tipo forestal Araucaria 372
   – Antecedentes y descripción 372
   – Dinámica 379
3. Tipo forestal Alerce 387
   – Antecedentes y descripción 387
   – Dinámica 396
4. Tipo forestal Ciprés de las Guaitecas 407
   – Antecedentes y descripción 407
   – Dinámica 410
5. Tipo forestal Ciprés de la Cordillera 414
   – Antecedentes y descripción 414
   – Dinámica 420

CAPÍTULO XII
Antecedentes sobre la dinámica de los bosques de tipo forestal Siempreverde 425
1. Descripción general 425
   – Dinámica 433

Bibliografía
457

Índice Alfabético de Materias
477

PRÓLOGO

La práctica de la Silvicultura, técnica que permite poner en producción a los bosques, en equilibrio con el medioambiente, requiere indiscutiblemente del conocimiento de la ecología de dichos bosques.

Una parte de ese conocimiento, especialmente en su conceptualización general, se entregó en el texto ya publicado en tres ediciones por esta misma Editorial. Dicha parte se refería a la autoecología, es decir, a las interrelaciones de los árboles, concebidos como individuos, con los diferentes factores del medioambiente.

En este libro se pretende complementar la información anterior, entregando los conceptos universales y modernos relacionados con la Sinecología, parte de la Ecología Forestal que se aboca al estudio de las poblaciones y comunidades forestales, es decir, a los bosques.

Para cubrir lo anterior el libro se ha dividido en las cuatro partes siguientes:

I. Variación en las especies forestales, que se refiere, sobre la base de los conceptos teóricos universales, a los fenómenos de plasticidad, variación clinal y ecotípica y variación debida a fenómenos de hibridación e introgresión, con especial referencia a especies forestales chilenas y chileno-argentinas.

II. Estructura y clasificación de las comunidades forestales, que se refiere al conocimiento de los elementos constituyentes de los bosques y a los métodos de análisis de la vegetación, lo que permite caracterizar a cualquier comunidad forestal, acción imprescindible en todo trabajo o proyecto que se realice en los bosques.

III. Dinámica de los bosques, parte que trata de los cambios que ocurren en ellos desde sus primeras etapas de regeneración hasta que llegan a estados de equilibrio dinámico con el medioambiente. Incluye capítulos referidos a la ecología de la regeneración, al crecimiento y a los conceptos universales modernos de dinámica y sucesión vegetal. Esta parte es un complemento necesario para el análisis de la estructura de un bosque cuando se intenta efectuar su caracterización con cualquier objetivo silvicultural.

IV. La cuarta parte del libro analiza la historia, estructura y dinámica de los tipos forestales de Chile, incluyendo también comunidades forestales argentinas que forman parte de los conocimientos adquiridos y publicados por diferentes investigadores, especialmente a lo largo de los últimos años.

De este modo, con este libro se cumple con el ofrecimiento de una segunda parte anunciada en el prefacio del texto de "Ecología Forestal, el Bosque y su medioambiente", y con ello se redondea un texto completo, en dos tomos, de Ecología Forestal, con énfasis en los bosques templados sudamericanos, que se ubican fundamentalmente en Chile y en menor proporción en Argentina.

El texto anterior fue editado por Editorial Universitaria justamente en el momento en que aparecía una nueva legislación forestal para Chile, que incluía la tipología forestal y el Reglamento para el Bosque Nativo. El libro que se edita ahora aparece justamente en un momento también especial en el desarrollo forestal de Chile. El crecimiento notable adquirido por el sector forestal, basado principalmente en las plantaciones de *Pinus radiata,* es de gran valor para la economía nacional. Pero lo que hoy aparece como un gran logro puede verse opacado y surgir como un elemento negativo en el próximo futuro si al crecimiento no se agrega el equilibrio medioambiental, además del social. Ese equilibrio no se ha estado alcanzando precisamente, a lo largo de la historia de nuestros bosques templados, la cual ha sido de destrucción y uso indiscriminado. Ello no es distinto en la actualidad, y si el ciudadano de estas latitudes y, principalmente, las empresas forestales y quienes trabajan en los bosques nativos, no cambian de actitud hacia esos ecosistemas, ellos se perderán y con ello, por supuesto, perderá el país y la humanidad.

Si las cosas se dan de esa manera, este libro pasará a ser más que un libro de Ecología de estos bosques, uno de historia reciente de ellos. Es de esperar que la Ley Forestal para el Bosque Nativo, que debe ser publicada muy pronto, sea la tabla de salvación de nuestros bosques, únicos en el mundo, y que, en conjunto con las plantaciones y en armonía con el medioambiente, puedan ser la base no ya de un mero crecimiento, sino que de un verdadero desarrollo económico nacional. Es frecuente que se señale el desconocimiento del bosque nativo como argumento fundamental para justificar la falta de silvicultura y su puesta en producción. Este libro viene a demostrar que ése es un argumento falso.

Las empresas y los usuarios de los recursos en general deberían trabajar en el futuro pensando en la sentencia de W. Bateson y M. Berman: "La falta de sabiduría sistémica siempre se castiga. Si uno está en guerra con la ecología de un sistema, uno pierde, especialmente cuando gana".

CLAUDIO DONOSO Z.

Agradecimientos

Hace ya bastante tiempo que el autor de este libro había ofrecido escribirlo. Desde hace algunos años se ha reunido mucha información sobre los temas de variación, estructura y dinámica de los bosques templados sudamericanos que se ubican en Chile y en Argentina. Especial significación tienen para los efectos de esta recopilación las investigaciones y consiguientes publicaciones científicas de los investigadores que a continuación se indican.

Thomas Veblen, quien nos entrega la base teórica y de terreno de la dinámica de la vegetación para los bosques de *Nothofagus* de la región Central-Sur de Chile; de *Nothofagus pumilio*; de *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis* de Argentina; de *Araucaria araucana* de Chile; buena parte de aquellos de *Fitzroya cupressoides*; y de los bosques siempreverdes de Chile.

Edmundo Pisano, un precursor de la Ecología en Chile, nos aclara el panorama de los bosques húmedos de la Patagonia y nos entrega su pionera clasificación de la vegetación chilena.

Calvin Heusser y Carolina Villagrán hacen posible incorporar la historia postglacial y la interpretación ecológica de los desplazamientos del clima y la vegetación gracias a sus apasionantes publicaciones sobre la región de los bosques templados sudamericanos.

Juan Armesto nos aporta mucha información sobre variación, sobre autoecología y estructura y dinámica de los bosques siempreverdes.

Eduardo Fuentes, junto con Armesto, entrega también importante información para este libro en lo que se refiere a los bosques esclerófilos de la región mediterránea de Chile.

También ha sido importante en la discusión sobre los tipos forestales de Chile la información obtenida, aun cuando a través de manuscritos generalmente no publicados, por Mario Peralta y Harald Schmidt y, particularmente, por mi gran amigo (Q.E.P.D.) Mario Puente, que ha estado presente en mi mente y espíritu durante gran parte de las horas que he consumido escribiendo este texto.

El aporte que yo mismo hago a través de publicaciones, manuscritos no publicados y experiencias o vivencias personales, ha sido posible gracias a los convenios Universidad Austral de Chile (UACH), Forestal Venecia y UACH/CONAF, que han financiado los viajes a terreno, la ejecución de proyectos y ensayos y las numerosas Tesis de Pregrado y publicaciones en revistas científicas, así como la elaboración misma de este libro.

El impulso necesario para iniciar la escritura de los primeros capítulos es responsabilidad de la Universidad Austral de Chile, que otorgó un año sabático al autor para cumplir ese objetivo, y de Fundación Andes, institución que le concedió una beca para viajar a España, a la Escuela Superior de Ingenieros de Montes de la Universidad Politécnica de Madrid, donde tuvo la tranquilidad de espíritu necesaria para escribir, que entrega ese hermoso país lleno de nuestra historia. Debo agradecer en forma especial a la Corporación Nacional Forestal que financió la edición de este trabajo, permitiéndome concretar todo el esfuerzo desplegado en su elaboración.

La colaboración permanente y silenciosa de mis ayudantes de docencia y de investigación ha sido invaluable para cumplir con el objetivo de publicar este libro. Estoy cierto de que todos ellos tuvieron siempre la mente y el espíritu puestos en la idea que este libro pudiera ser una luz de esperanza para la comprensión y sobrevivencia de los bosques nativos de Chile y del sur de Argentina. Entre ellos están todos quienes, hoy día profesionales en distintas instituciones que, desinteresadamente e incluso poniendo en peligro sus intereses personales, siguen luchando por defender los recursos naturales que pertenecen a la tierra y a todas las generaciones de hombres y otras especies.

Finalmente, quiero expresar mi especial agradecimiento a las personas que han colaborado en todos los innumerables detalles que hacen posible terminar la redacción y publicación de un libro técnico-científico. Muchas gracias a Juan Pablo Henríquez, por su valioso trabajo en el procesamiento computacional del texto; a mi hija Magdalena, por su laborioso trabajo en el ordenamiento y revisión de la Bibliografía; y a Marcelo Hernández, por la elaboración general del índice alfabético y su apoyo en numerosos detalles en el momento oportuno.

En forma destacada, agradezco la dedicación de mi ayudante Mauro González, quien, utilizando más entusiasmo y creatividad que la que yo le solicité, recopiló los antecedentes y realizó el trabajo para confeccionar los gráficos y dibujos y recolectar o tomar las fotografías, que constituyen una parte fundamental del libro.

INTRODUCCIÓN

Ecología Forestal y Silvicultura

Ateniéndose a la definición clásica de Ecología, se puede definir Ecología Forestal como el estudio de las interrelaciones de los árboles, los organismos y el medioambiente físico que constituyen el bosque. A través de esa definición se subentiende el concepto de ecosistema, lo que es de gran importancia para una conceptualización ecológica del bosque, particularmente en un campo como el forestal, al que con frecuencia se le arrebata su esencia ecológica. Sin embargo, esa definición por sí sola resulta un tanto pobre para el logro de su entendimiento cabal en el ámbito de la actividad forestal; para un ecólogo puro es sin duda suficiente, pero probablemente no lo es en la mayoría de los casos para un silvicultor común, o para un técnico o ingeniero forestal. Por eso, conviene analizar el concepto de Ecología Forestal como elemento constituyente fundamental del concepto de Silvicultura. Es necesario entonces definir este último.

Son numerosas y muy diversas las definiciones que se han dado de Silvicultura, siendo la más completa, a juicio del autor, aquella de F.S. Baker (1950), quien la explica como "la ordenación científica de los bosques para la continua producción de bienes y servicios". Esta definición, que puede atribuirse al concepto de Forestería (Forestry), poco utilizado en castellano, se utiliza aquí para Silvicultura, justamente porque es más completa al abarcar todos los elementos que realmente comprende esta disciplina. Al referirse a la ordenación científica está implicando la aplicación de la ciencia, el uso de técnicas y algún grado de aplicación de ingenio o de arte, basado en ciencia y técnica. Por otra parte, cuando se refiere a la producción continua de bienes y servicios, está señalando el objetivo social y económico propio de la actividad humana, sin el cual la Silvicultura no tendría sentido y, está implicando al mismo tiempo, la idea de conservación mediante la simple frase "producción continua".

¿Dónde está la Ecología Forestal en esta definición de Silvicultura? La base científica necesaria para ordenar el bosque es sin duda ecológica, dado que la Ecología trata de los organismos vivos, su medioambiente y las interacciones entre todos ellos y, el bosque es un conjunto de organismos vivos insertos en él e interactuando con un medioambiente. El conocimiento de ello es Ecología Forestal y por lo tanto condición necesaria para realizar Silvicultura en forma correcta, naturalmente con la ayuda de técnicas de fotointerpretación, cartografía y dasometría.

En la literatura inglesa y norteamericana, este concepto de Ecología Forestal se conoce como "Silvics". En castellano se conoce frecuentemente como Silvicultura Básica, lo que significa que, en la práctica, Ecología Forestal y Silvicultura Básica son conceptos sinónimos. Y es conveniente que así sea, porque hacer silvicultura sin bases ecológicas es tan negativo para el recurso forestal como podría serlo para los hombres hacer medicina sin bases biológicas.

Al emprenderse una acción silvicultural o de ordenación del bosque se deberá, naturalmente, tener un propósito social y económico, porque pretenderá la producción de bienes y servicios. Puesto que los bienes y servicios que se pueden lograr de los bosques son numerosos y variados, los objetivos de la silvicultura también lo serán. Un listado posible de tales objetivos, que corresponden a veces a producción de bienes y otras a producción o logro de servicios, o a una combinación de ambos, es el siguiente:

- Producir madera. Este objetivo puede variar según el tipo de madera o el uso que al material leñoso se le dé. Así, por ejemplo, la producción de madera aserrada, o de madera para pulpa de celulosa, o de madera para leña, constituirán distintos objetivos de la silvicultura.
- Obtener productos secundarios del bosque. Es decir, productos distintos de la madera o material leñoso, cada uno de los cuales significará también un objetivo silvicultural diferente. Tales productos secundarios podrán ser frutos de las especies forestales o de sotobosque, hongos del piso forestal o propios de las maderas en descomposición, ramas ornamentales, flores, resinas, gomas, corcho, aceites esenciales o compuestos aromáticos de las hojas, productos medicinales naturales, miel, etc.
- Regular la disponibilidad de agua. A través de los procesos de intercepción, infiltración y percolación hacia las aguas subterráneas, absorción por las raíces y evapotranspiración, control del escurrimiento superficial y subsuperficial, el bosque regula la cantidad y calidad del agua que llega a las quebradas y cuencas hidrográficas. Con esto el bosque cumple una función que debe mantenerse y ser un objetivo permanente, subyacente en toda acción silvicultural, cualquiera sea su objetivo.
- Mantener laderas y suelos. Ésta también es una función natural del bosque que, igualmente como en el caso del agua, la silvicultura tiende a alterar y, por lo mismo y dada la importancia esencial de la función, debe constituir otro objetivo subyacente en cualquier trabajo de ordenación del bosque.
- Mantener y desarrollar el hábitat para la fauna silvestre. Serán objetivos diferentes mantener un hábitat ya existente y desarrollar un hábitat aún no existente, o perdido, o deteriorado por cualquier causa. Del mismo modo será diferente el objetivo según el tipo de fauna que se desee mantener o desarrollar, si no es la mantención del hábitat totalmente natural.
- Mantener y desarrollar la belleza del paisaje y establecer áreas de recreación, objetivos que van normalmente ligados.
- Mantener la calidad del aire. Este objetivo tiene importancia relevante en el mundo actual, debido a los altos niveles de contaminación alcanzados por la atmósfera, que pueden ser por lo menos compensados con el desarrollo de bosques que cumplen con el objetivo de absorber dióxido de carbono y liberar oxígeno.
- Mantener microclimas especiales y frágiles, pues éstos podrían desaparecer si se altera o destruye el bosque. También es posible que la sumatoria de cambios microclimáticos determine un cambio climático que no somos capaces de prever.

La simple revisión de estos objetivos indica que pueden ser simultáneos en un mismo bosque y que en algunos casos, como en el de regulación de aguas y mantención de suelos, deben, perentoriamente, ser simultáneos. Otros como mantención o desarrollo de la belleza del paisaje y hábitat para la fauna silvestre deberían también serlo, por lo menos, en una alta proporción.

Esta somera revisión de los objetivos posibles de la silvicultura permite verificar que varios de ellos son ineludiblemente ecológicos. Teniendo definido el objetivo de ordenación del bosque o rodal, se debe acudir a éste para reconocer y analizar su estructura (Figura a). También es posible y muy lógico que sea necesario o que se desee conocer primero la estructura del rodal para determinar el objetivo que se le quiere asignar. Es claro que para lograr esto se necesita previamente entender cómo se ha originado la estructura actual, lo cual significa conocer los factores del medioambiente que actúan sobre las especies, a estas mismas en cuanto a sus respuestas ecofisiológicas, sus potencialidades de crecimiento y de reemplazo y las interacciones entre ellas mismas y con el medioambiente. Todo este conocimiento necesario para comprender cómo se ha determinado la estructura del rodal, constituye la parte de la ecología que se denomina Autoecología, o también Ecofisiología, tema que hemos tratado en nuestro texto de Ecología Forestal publicado en 1981 y abordado también por varios otros autores como Weaver y Clements (1938); Oosting (1948); Daubenmire (1974); Spurr y Barnes (1980).

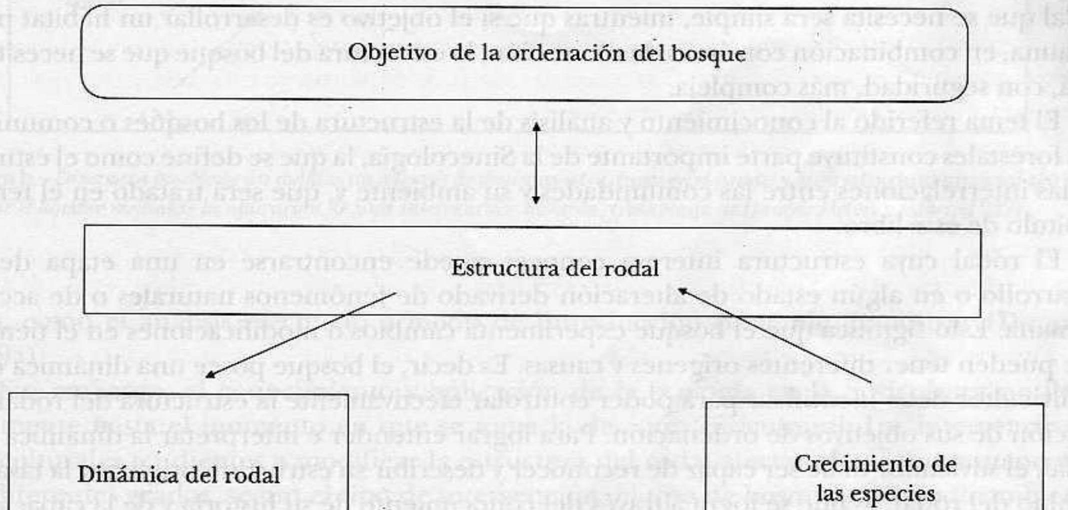

Objetivo de la ordenación del bosque
Estructura del rodal
Dinámica del rodal
Crecimiento de las especies
Intervenciones silviculturales
Características eco-fisiológicas de las especies
Medioambiente operacional
Pool genético

Figura a – *Pasos que debe seguir una acción silvicultural en un bosque, a partir de la definición de un objetivo, en relación con los conocimientos ecológicos que se necesitan para su ejecución. (Adaptado de Daniel, Helms y Baker, 1982).*

Para comprender adecuadamente la estructura del rodal, es muy importante entender que el ambiente cambia en el espacio, lo que hace que las respuestas de las especies también cambien, produciendo variaciones en las estructuras de los rodales. Esa materia constituirá un capítulo inicial de este texto que se titulará "Variación y genecología", que se ubica frecuentemente en el campo de la Autoecología o Ecofisiología y también en el de la Ecología de Poblaciones. En el primer caso se trata al nivel de individuo y en el segundo al nivel de población, la cual es un conjunto de individuos de la misma especie.

¿Por qué se necesita conocer tan bien la estructura del rodal para emprender en él una acción silvicultural? Simplemente porque cada objetivo silvicultural que se desea lograr requiere de una diferente estructura del rodal, de tal modo que será necesario ajustar o modificar la estructura presente, según el objetivo que se desee. Naturalmente, para ello se necesita conocer la estructura que tiene el rodal en el momento. Así, por ejemplo, si se quiere producir un tipo de madera aserrada de una determinada especie, la estructura del rodal que se necesita será simple, mientras que si el objetivo es desarrollar un hábitat para la fauna, en combinación con áreas de recreación, la estructura del bosque que se necesitará será, con seguridad, más compleja.

El tema referido al conocimiento y análisis de la estructura de los bosques o comunidades forestales constituye parte importante de la Sinecología, la que se define como el estudio de las interrelaciones entre las comunidades y su ambiente y, que será tratado en el tercer capítulo de este libro.

El rodal cuya estructura interesa conocer puede encontrarse en una etapa de su desarrollo o en algún estado de alteración derivado de fenómenos naturales o de acción humana. Esto significa que el bosque experimenta cambios o modificaciones en el tiempo que pueden tener diferentes orígenes y causas. Es decir, el bosque posee una dinámica que el silvicultor debe identificar para poder controlar efectivamente la estructura del rodal en función de sus objetivos de ordenación. Para lograr entender e interpretar la dinámica del rodal, el silvicultor debe ser capaz de reconocer y describir su estructura original y la tasa de cambio del rodal, lo que se logra a través del conocimiento de su historia y de la capacidad de interpretación ecológica del silvicultor. De este modo se tendrá el conocimiento de la estructura original, de la estructura actual y de las posibles estructuras futuras hasta llegar nuevamente a la original (Figura b). El análisis de las estructuras enfrentado al objetivo de ordenación que se desea indicará cuán necesaria es la intervención silvícola, así como el momento de la dinámica del rodal y el tipo de intervención, si es que se necesita, para lograr la estructura deseada (Figura b).

Esta parte del proceso de análisis para una toma de decisión silvicultural, que es la interpretación de la dinámica del rodal, constituye el cuarto capítulo de este libro y es parte del tema general de Sinecología.

Se requiere, pues, para llegar con una base científica correcta a la decisión de una intervención silvicultural, de un conocimiento ecológico del bosque sumamente completo, tanto auto como sinecológico, es decir, tanto de los individuos y especies componentes y su medioambiente, como de la estructura y dinámica de las comunidades en que ellos están insertos.

Las intervenciones silviculturales que se pueden aplicar al rodal competen a la silvicultura aplicada, tema diferente, combinación de técnicas e ingenio, que puede por lo tanto interpretarse como arte y que se trata en textos específicos (Hawley y Smith, 1972; Perrin, 1964; Vita, 1978). El adjetivo "aplicada" que se agrega al término silvicultura, expresa con claridad la existencia de otra silvicultura, que es básica y que, como ya fuera señalado anteriormente, no es sino un sinónimo de la ecología forestal, base científica de la silvicul-

Para comprender adecuadamente la estructura del rodal, es muy importante entender que el ambiente cambia en el espacio, lo que hace que las respuestas de las especies también cambien, produciendo variaciones en las estructuras de los rodales. Esa materia constituirá un capítulo inicial de este texto que se titulará "Variación y genecología", que se ubica frecuentemente en el campo de la Autoecología o Ecofisiología y también en el de la Ecología de Poblaciones. En el primer caso se trata al nivel de individuo y en el segundo al nivel de población, la cual es un conjunto de individuos de la misma especie.

¿Por qué se necesita conocer tan bien la estructura del rodal para emprender en él una acción silvicultural? Simplemente porque cada objetivo silvicultural que se desea lograr requiere de una diferente estructura del rodal, de tal modo que será necesario ajustar o modificar la estructura presente, según el objetivo que se desee. Naturalmente, para ello se necesita conocer la estructura que tiene el rodal en el momento. Así, por ejemplo, si se quiere producir un tipo de madera aserrada de una determinada especie, la estructura del rodal que se necesita será simple, mientras que si el objetivo es desarrollar un hábitat para la fauna, en combinación con áreas de recreación, la estructura del bosque que se necesitará será, con seguridad, más compleja.

El tema referido al conocimiento y análisis de la estructura de los bosques o comunidades forestales constituye parte importante de la Sinecología, la que se define como el estudio de las interrelaciones entre las comunidades y su ambiente y, que será tratado en el tercer capítulo de este libro.

El rodal cuya estructura interesa conocer puede encontrarse en una etapa de su desarrollo o en algún estado de alteración derivado de fenómenos naturales o de acción humana. Esto significa que el bosque experimenta cambios o modificaciones en el tiempo que pueden tener diferentes orígenes y causas. Es decir, el bosque posee una dinámica que el silvicultor debe identificar para poder controlar efectivamente la estructura del rodal en función de sus objetivos de ordenación. Para lograr entender e interpretar la dinámica del rodal, el silvicultor debe ser capaz de reconocer y describir su estructura original y la tasa de cambio del rodal, lo que se logra a través del conocimiento de su historia y de la capacidad de interpretación ecológica del silvicultor. De este modo se tendrá el conocimiento de la estructura original, de la estructura actual y de las posibles estructuras futuras hasta llegar nuevamente a la original (Figura b). El análisis de las estructuras enfrentado al objetivo de ordenación que se desea indicará cuán necesaria es la intervención silvícola, así como el momento de la dinámica del rodal y el tipo de intervención, si es que se necesita, para lograr la estructura deseada (Figura b).

Esta parte del proceso de análisis para una toma de decisión silvicultural, que es la interpretación de la dinámica del rodal, constituye el cuarto capítulo de este libro y es parte del tema general de Sinecología.

Se requiere, pues, para llegar con una base científica correcta a la decisión de una intervención silvicultural, de un conocimiento ecológico del bosque sumamente completo, tanto auto como sinecológico, es decir, tanto de los individuos y especies componentes y su medioambiente, como de la estructura y dinámica de las comunidades en que ellos están insertos.

Las intervenciones silviculturales que se pueden aplicar al rodal competen a la silvicultura aplicada, tema diferente, combinación de técnicas e ingenio, que puede por lo tanto interpretarse como arte y que se trata en textos específicos (Hawley y Smith, 1972; Perrin, 1964; Vita, 1978). El adjetivo "aplicada" que se agrega al término silvicultura, expresa con claridad la existencia de otra silvicultura, que es básica y que, como ya fuera señalado anteriormente, no es sino un sinónimo de la ecología forestal, base científica de la silvicul-

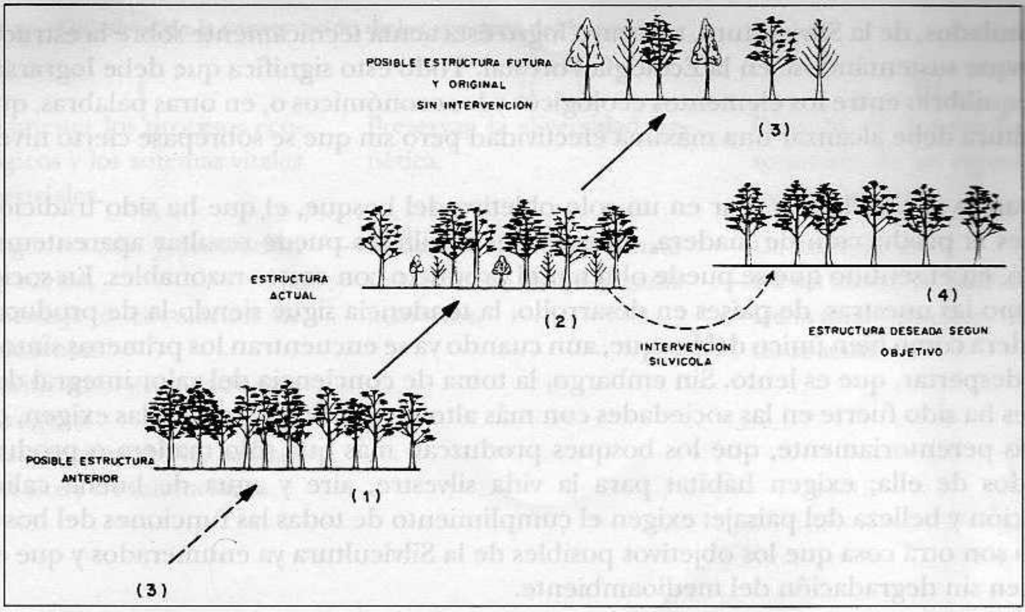


Figura b – *Dinámica posible de un rodal vista a través de distintas estructuras en el tiempo y, una estructura artificial obtenida por el hombre mediante la aplicación de una intervención silvícola. (Adaptado de Daniel, Helms y Baker, 1982).*

tura, como el análisis efectuado a modo de introducción pretende demostrar (Donoso, 1989a).

Sin embargo, el conocimiento y aplicación de la ecología en la Silvicultura no llega solamente hasta el momento en que se toma la decisión silvicultural. Las intervenciones silviculturales tendientes a modificar la estructura del rodal afectan de distintas maneras y en diferentes grados, según el tipo de intervención, el tipo de bosque y de medioambiente en que él se encuentre, a las especies y, a los factores del medioambiente operacional. Es decir, la acción silvicultural producirá un impacto ambiental, cuyas consecuencias son ecológicas y deben ser previstas y analizadas por el silvicultor. La base para realizar adecuadamente la evaluación del impacto se encuentra en el conocimiento profundo de las especies y de los factores del medioambiente. Esa es materia de la Autoecología, dentro de la Ecología Forestal y, debe ser entendida y analizada holísticamente, es decir, estudiando e interviniendo el rodal con la mente puesta en el concepto ecosistémico, particularmente a través de los principios esenciales de los factores limitantes, del medioambiente holocenótico y del factor desencadenante. Al incorporar el bosque, con sus especies y ambiente interactuando, esto es, al concepto de ecosistema, se vuelve al campo de la sinecología, en el nivel más alto de integración.

Ecología Forestal, Silvicultura y Conservación

La definición de Silvicultura, que hemos asimilado a la de Forestería, está claramente ligada al concepto de Ecología Forestal, que constituye su base científica, como se discutió previamente. Hacia dónde conduce la técnica silvícola basada en la Ecología Forestal es, sin embargo, un problema socioeconómico, que está señalado en la definición con la frase "la continua producción de bienes y servicios". Esos bienes y servicios son los objetivos posibles, ya formulados, de la Silvicultura, tras cuyo logro ésta actúa técnicamente sobre la estructura del bosque sustentándose en la Ecología Forestal. Todo esto significa que debe lograrse un buen equilibrio entre los elementos ecológicos y los económicos o, en otras palabras, que la Silvicultura debe alcanzar una máxima efectividad pero sin que se sobrepase cierto nivel de costos.

Cuando se tiende a pensar en un solo objetivo del bosque, el que ha sido tradicional, como es la producción de madera, el logro del equilibrio puede resultar aparentemente sencillo, en el sentido que se puede obtener el producto con costos razonables. En sociedades como las nuestras, de países en desarrollo, la tendencia sigue siendo la de producción de madera como bien único del bosque, aun cuando ya se encuentran los primeros síntomas de un despertar, que es lento. Sin embargo, la toma de conciencia del valor integral de los bosques ha sido fuerte en las sociedades con más alto nivel de desarrollo; ellas exigen, cada vez más perentoriamente, que los bosques produzcan más que sólo madera o productos derivados de ella; exigen hábitat para la vida silvestre, aire y agua de buena calidad, recreación y belleza del paisaje; exigen el cumplimiento de todas las funciones del bosque, que no son otra cosa que los objetivos posibles de la Silvicultura ya enumerados y que ellos se logren sin degradación del medioambiente.

Estas nuevas y mayores exigencias hacen que la Silvicultura y el manejo forestal tengan que ampliar en muchas ocasiones el concepto de bosque por el de área natural o área silvestre, la cual deberá cumplir con las funciones del bosque que exija la sociedad. En algunas áreas sólo será posible, a veces, el cumplimiento de un solo objetivo, porque otros usos del bosque o área silvestre resultan incompatibles con él; otras veces será posible el desarrollo de dos o más objetivos. Por ejemplo, un área de bosques ubicada en terrenos de alta fragilidad que cubren una cuenca hidrográfica deberá quizás destinarse sólo a su función de reguladora del agua; si el área se ubica en terrenos de poca fragilidad en la cuenca, es posible que pueda destinarse a cumplir su función como reguladora del balance hídrico y, además, como área de recreación; si la condición es de menor fragilidad, podrá quizás agregarse la función de producción de madera u otras. Si las áreas forestales a manejar son de gran extensión, lo más probable será que ellas deban destinarse a satisfacer todos, o casi todos, los objetivos silviculturales. Los silvicultores y los ingenieros forestales, deberán ser los encargados de determinar la posibilidad de usar adecuadamente las áreas forestales y de decidir si los usos posibles son compatibles o no entre sí.

El mundo entra en la era de la conservación, que está implícita en la parte de la definición de Silvicultura que se refiere a la "continua producción de bienes y servicios". Los varios usos posibles, las funciones del bosque, están subentendidos en el concepto de producción de bienes y servicios. Además, esa producción debe ser continua, entendiéndose este concepto en el sentido que la base de producción no puede ser destruida o degradada, de modo tal que el ecosistema mantenga siempre su potencial productivo. El uso del recurso debe entonces considerar la satisfacción de las necesidades tanto del hombre de hoy como de las generaciones futuras. Ahí está el núcleo central del concepto de conservación, estrechamente ligado con el de desarrollo. Es un concepto económico, al contrario de lo que piensan muchas personas que lo interpretan como contrapuesto a él; se contrapone sí, con los conceptos mercantilistas que, frecuentemente, tras el logro de utilidades excesivas en términos de dinero, no reparan en las dos limitantes fundamentales con que se encuentra el desarrollo: la condición de limitados de los recursos naturales de la tierra y la capacidad de carga (Whittaker, 1975) de los bosques y de las áreas naturales, que es también limitada.

La Silvicultura no puede, por lo tanto, concebirse separada de la idea de conservación, simplemente porque si lo hace está condenada al fracaso. Por lo demás, como lo señalan

Tabla a. – Objetivos de la conservación de los recursos del bosque

I	II	III
Mantener los procesos ecológicos y los sistemas vitales esenciales.	Preservar la diversidad genética.	Permitir el aprovechamiento sostenido de las especies y de los ecosistemas.
— Regeneración y protección de suelos. — Reciclaje o circulación de nutrientes. — Purificación y regulación de las aguas. — Mantención de la calidad del aire y de microclimas.	— Toda la variación del material genético de los organismos vivos.	— De los bosques. — De las tierras de pastoreo. — De la fauna silvestre, incluyendo la acuática.

claramente los organismos internacionales de conservación a través del documento emitido en 1980 llamado " Estrategia mundial para la conservación", los objetivos de la conservación de los recursos propios de los bosques son esencialmente equivalentes a aquellos de la Silvicultura (Tabla a) y, por lo tanto, tienen también su base en la Ecología Forestal.

Sin duda, ha penetrado en el mundo entero, incluidos los países de menor desarrollo, una preocupación, que es creciente, por la conservación y la protección contra el deterioro y la contaminación medioambiental. Esta preocupación mundial es un desafío para los profesionales forestales del mundo, los que lamentablemente no lo han entendido claramente en los países subdesarrollados y poco en muchos países desarrollados. Ellos mantienen conceptos productivistas no equilibrados, es decir, puestos en contra de aquellos que abogan por la protección y un uso inteligente de los recursos naturales, lo que es sinónimo de conservación.

Se requiere entonces que los profesionales del bosque entiendan esta nueva mentalidad, so pena de ser rechazados por la sociedad presente y del futuro. Para ello requieren no sólo tener conocimiento de unas cuantas técnicas o métodos silvícolas y cuantitativos, sino que fundamentalmente deben poseer un basamento muy sólido en los principios de la Silvicultura, es decir, en la Ecología Forestal, que les permita tomar decisiones correctas y con versatilidad, para satisfacer las exigencias de una sociedad cada vez más consciente de que el equilibrio de la naturaleza es la base de nuestra sobrevivencia en la tierra.

Primera Parte

VARIACIÓN EN LAS ESPECIES FORESTALES

CAPÍTULO I

VARIACIÓN DE LAS ESPECIES FORESTALES Y GENECOLOGÍA

1. Introducción

La variabilidad es una característica propia de la naturaleza que, además de hacerla más atractiva y hermosa, le otorga posibilidades de cambio en el tiempo y en el espacio. Desde el punto de vista de la aplicación de la técnica forestal a la Silvicultura, la variabilidad es la base esencial del mejoramiento genético de los árboles. Si una especie fuese absolutamente homogénea en su área de distribución, sería inútil intentar cambiar o mejorar algunas de sus características. En otras palabras, si no hay variabilidad en la población de una especie, no se cuenta con la base para emprender un programa de mejoramiento genético. Por ejemplo, parece evidente que *Nothofagus alessandri* (Ruil) es una especie con características muy homogéneas que seguramente corresponden a una escasa variación genética; en cambio, *Nothofagus obliqua* (Roble) presenta una gran variabilidad de muchas de sus características a lo largo de su distribución geográfica, lo que permite iniciar programas de mejoramiento genético para varias de ellas (Donoso 1979, a y b). Sin embargo, para iniciar dicho programa no basta con saber que existe variación en la especie, sino que es necesario conocer el tipo de variación y, en especial, cuáles son las causas que la originan. Sólo si el carácter que se quiere mejorar corresponde a una variación genéticamente controlada, en forma parcial o total, lo que deberá determinarse, podría llevarse a cabo el programa (Pardos, 1988). La primera etapa en un programa de mejoramiento genético, entonces, debe poner énfasis en la captación de la variación genética de las especies forestales, por lo menos de las más importantes, incluyendo en ella la derivada de hibridación intra e interespecífica. La investigación que implica esta captación de la variación intraespecífica se realiza mediante ensayos de terreno de largo plazo, en diferentes condiciones, conocidos en el campo forestal como ensayos de procedencias.

La introducción de una especie forestal en sitios fuera de su rango natural de distribución puede ser muy exitosa y dar origen a que la variación de sus características genéticas se exprese más ampliamente en los nuevos hábitat, como parece ser el caso de las plantaciones de *Pinus radiata* en Chile y en Nueva Zelanda (Bannister, 1965), o el de *Pinus strobus*, que en una región de Italia donde fue introducido y regenera naturalmente desde hace 100 a 150 años, ha desarrollado poblaciones o razas geográficas distintas (Stern y Roche, 1974). Sin embargo, si el origen de las plantaciones de una especie corresponde a la selección de semillas de sólo unos pocos árboles, esas plantaciones representarán sólo una parte de la variación que posee la especie en su rango natural de distribución y, a futuro, esa pérdida de variabilidad podrá ser muy peligrosa en términos de perpetuación y productividad de las plantaciones (Stern y Roche, 1974). De acuerdo con Zobel (1972), este problema puede resolverse manteniendo una base genética amplia que preserve los genotipos que puedan no tener uso inmediato.

Desde el punto de vista de las especies mismas, la variabilidad que presentan en la naturaleza es lo que les permite establecerse, crecer, sobrevivir y reproducirse en condiciones ambientales muy diversas y en períodos que van desde una larga vida hasta la de muchas generaciones.

Pero la alteración de los ecosistemas naturales puede eventualmente enriquecer o empobrecer la variabilidad de una especie. En regiones donde los ecosistemas forestales naturales han sido alterados una y otra vez por la intervención humana y se mantienen fuentes de diseminación de semillas representadas por poblaciones aisladas que quedan como remanentes o vestigios de los ecosistemas naturales, se pueden desarrollar razas geográficas. Ellas pueden ser la respuesta a la creación de nuevos ambientes o hábitat, situación que parece ser la que ocurre en numerosos renovales de *Nothofagus alpina* y *N. obliqua* en Chile centro-sur (Donoso *et al.*, 1990a) y que da como resultado la evolución de nuevos ecosistemas de la especie (Stern y Roche, 1974). Por otro lado, en muchas regiones la destrucción de ecosistemas forestales es drástica y conduce a su evidente empobrecimiento e incluso desaparición, que significa, desde el punto de vista de la especie, la pérdida, si no de ella misma, de parte significativa de su variabilidad. No se puede esperar algo distinto cuando se corta y quema totalmente un ecosistema tan especial como los bosques de *Fitzroya cupressoides* (Alerce) del Llano Central de Chile, donde la especie, de crecimiento lento, no puede o tiene serias dificultades para volver a establecerse, porque sigue operando la acción humana y porque las condiciones del sitio han cambiado radicalmente (Veblen, *et al.*, 1976; Donoso *et al.*, 1990; Parker y Donoso, 1993). Lo mismo debe decirse de los ecosistemas forestales dominados por *Nothofagus glauca* (Hualo) en el tipo forestal Roble-Hualo costero, donde formaba parte de él una gran cantidad de especies endémicas y de especies que encontraban allí su límite de distribución norte (Donoso, 1975a, 1982) y, de aquellos dominados por *N. obliqua, N. alpina, N. dombeyi* y otras especies, en las regiones de Arauco, Concepción, Malleco, Biobío y Cordillera de Nahuelbuta, donde esos ecosistemas completos han desaparecido para dejar paso a plantaciones de *P. radiata* que llevan ahí ya hasta tres rotaciones en algunos casos (Cavieres y Lara, 1983). Para varias de estas especies, un gran programa de mejoramiento genético ya llegaría atrasado para asegurar la preservación de su variabilidad en su rango de distribución (Stern y Roche, 1974). La solución a este problema dada por los Parques Nacionales no se cumple aún, desafortunadamente, para todas las especies chilenas, porque no está representada en el Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas toda la variabilidad de las especies y, en muchos casos, no está representada la especie misma, como sucede con especies tan importantes como *N. alpina* y *N. glauca.* El avance de la destrucción de ecosistemas forestales naturales con el objetivo de plantar *Pinus radiata* o *Eucalyptus spp* o, simplemente, de utilizar las maderas nativas para producir astillas o leña, hace urgente la necesidad de establecer áreas protegidas de preservación *in situ* de varias especies, representativas de cada parte de su distribución natural, como base de conservación del recurso genético forestal, de la manera como ello se ha hecho en Finlandia.

NOTOFAGUS GLAUCA (Hualo) NO REPRESENTADO x el SNAPE
(Roble hualo costero)

NO ESTÁ REPRESENTADO por SNAPE la variedades especies
o en un mismo área.

in situ => Preservación en sitio

2. Componentes y causas de la variación

Adaptaciones al clima

La variación que se encuentra en los organismos de una especie y, particularmente en poblaciones forestales naturales, puede darse en diferentes niveles: geográfico o entre procedencias*, entre sitios o hábitat distintos, dentro de una procedencia, entre rodales de un mismo sitio, entre individuos del mismo rodal o dentro de un mismo individuo. En análisis efectuados se ha comprobado que aproximadamente el 90% de la variación encontrada en masas forestales naturales de una especie se halla entre las distintas procedencias, es decir, a nivel geográfico y, entre individuos del mismo rodal, es decir, a nivel individual (Zobel y Talbert, 1988). En ambos niveles las diferencias encontradas están relacionadas con la adaptabilidad de la especie a ambientes variados. Los organismos tienen la capacidad para vivir y reproducirse en variadas condiciones de medioambiente, lo cual se llama adaptación (Dobzhansky, 1968).

Las adaptaciones de los individuos o de las poblaciones de una especie a un hábitat o nicho determinado se expresan a través de combinaciones de caracteres, procesos metabólicos o vías de desarrollo que a su vez reflejan las características de ese hábitat o nicho (Stern y Roche, 1974). Las partes vegetativas de las plantas así como las fases de su ciclo vegetativo, están sometidas a los efectos de los diferentes factores del medioambiente, que es enormemente variable; así entonces deberán adaptarse a cambios en el clima, en el suelo, en relación con otros organismos o agentes bióticos y, en relación con el fuego.

Los climas tropicales son muy homogéneos, pero aquellos templados y fríos tienen ritmos estacionales que significan períodos críticos para los vegetales. Éstos deben adaptar sus órganos y tejidos a las bajas temperaturas en invierno para sobrevivir a inviernos rigurosos y extender sus rangos de distribución hacia climas más polares o a las mayores elevaciones de la cordillera. Casos notables de adaptaciones de este tipo se encuentran en *Embothrium coccineum* y otras proteáceas en Chile (Alberdi y Ríos, 1983; Steubing *et al.*, 1983) y en *Nothofagus antarctica* (Sakai y Wardle, 1978), especies, las dos mencionadas, que abarcan más de 20 grados de latitud (35 a 56° sur) y 2.500 m de altitud (0 a 2.500 msnm).

Las especies necesitan que la suma de temperaturas alcance un cierto valor por encima de un determinado punto crítico (Sarvas, 1962), para iniciar el crecimiento del tallo en la primavera. La longitud del período de crecimiento, del que depende la iniciación y cese del crecimiento de los árboles, es entonces un factor climático de primera importancia y, puesto que varía mucho geográficamente, las especies deben adaptarse a esas variaciones, así como a las variaciones en altitud. Mientras más al sur se encuentra una localidad en el hemisferio sur y mayor es su elevación sobre el nivel del mar, su estación de crecimiento será más corta; para adaptarse a ello una especie necesitará una suma de temperaturas más baja para iniciar la brotación en primavera y días más largos para iniciar el cese del crecimiento en otoño; de ese modo logra una adaptación para crecer con una estación de crecimiento muy corta y para evitar el riesgo de las heladas tempranas de otoño (Stern y Roche, 1974).

Por otro lado, las especies forestales requieren cantidades mínimas relativamente altas de agua disponible para sobrevivir en los extremos áridos o en las exposiciones norte o ecuatoriales de sus rangos de distribución; lo hacen adaptándose para resistir la sequía.

---

* *Procedencia* se emplea aquí bajo el concepto de las fuentes naturales de las que procede el material vegetal. *Orígenes* sería entonces el término que designa el origen de las semillas obtenidas de los lugares donde se hayan establecido después las procedencias.

Casos especiales de resistencia a la sequía, como los de las especies suculentas, son espectaculares (Donoso, 1981a), pero las especies forestales de zonas mediterráneas y semiáridas muestran también diferentes estrategias de adaptación, como sucede con *Lithraea caustica* y *Quillaja saponaria* (Martínez y Armesto, 1983) y muchas especies del matorral (Vita, 1989). Es frecuente que los bosques se desarrollen en climas en que la nieve es una forma de precipitación corriente; frente a ella necesitan también adaptaciones para resistirla sin quebrarse. Coníferas sometidas a estas condiciones desarrollan copas angostas, adoptando una estructura columnar que permite que la nieve escurra sin acumularse, como los individuos de *Fitzroya cupressoides* en las áreas altas de la Cordillera de los Andes (Figura 1.1), o copas muy abiertas con ramas angostas en que la nieve no puede acumularse, como *Araucaria araucana* (Figura 1.2). Especies como *Nothofagus pumilio* y *N. dombeyi* poseen, por el contrario, ramas planas por estratos que permiten cierta acumulación de nieve, pero que son flexibles y se doblan, permitiendo así que la nieve caiga sin que alcancen a quebrarse. *N. pumilio, N. betuloides* y *N. obliqua* resisten también el excesivo peso de la nieve achaparrándose, de tal modo que quedan cubiertos por ella sin quebrarse (Figura 1.3). Sin embargo, no todos los requerimientos pueden lograrse mediante una misma característica adaptativa; por eso se encuentran distintas procedencias de una especie con formas o adaptaciones muy diferentes; por ejemplo *F. cupressoides,* que resiste la nieve con árboles esbeltos columnares en sectores de las montañas, presenta árboles enanos o achaparrados en otros sectores con alta caída de nieve y donde la especie debe resistir, además, la falta de suelo y la presencia de vientos fuertes (Figura 1.4). Los árboles requieren también adaptar la forma y posición de sus copas y ramas para recibir el máximo posible de radiación solar; esa forma o disposición parece estar en oposición con la requerida para evitar la quebradura de ramas debido al peso de la nieve, pero la especie se adapta a ambos requerimientos mediante el desarrollo, por ejemplo, de flexibilidad de sus ramas o elasticidad de su madera (Figura 1.2). Antecedentes detallados de adaptaciones al clima se encuentran en Heslop-Harrison (1964) y Stern y Roche (1974).

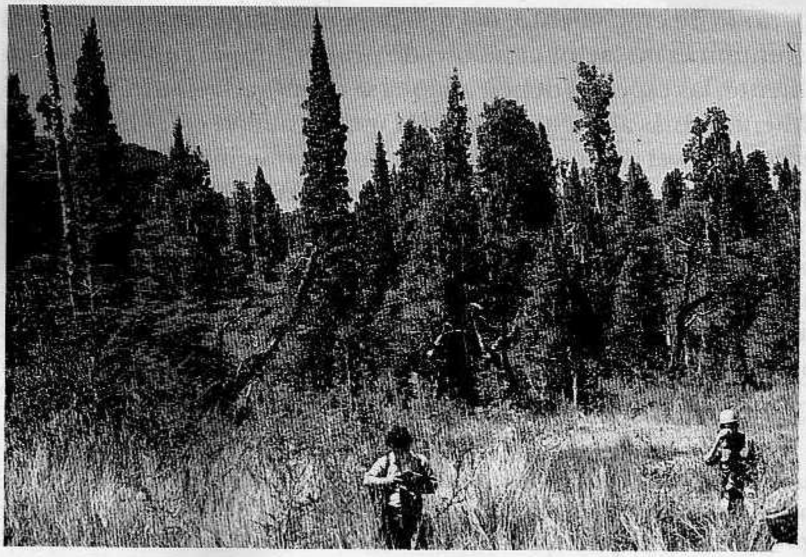
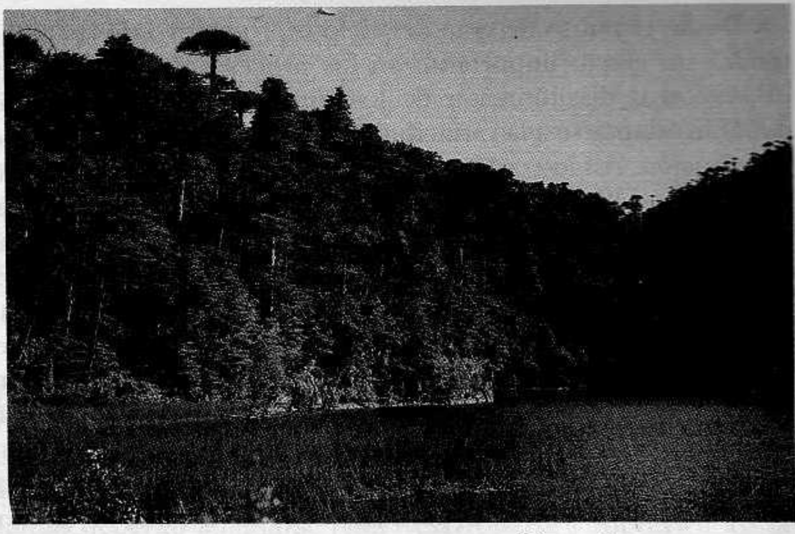


Fig. 1.1 – *Alerces* (Fitzroya cupressoides) *que se desarrollan en forma columnar como adaptación a la nieve, en la Cordillera de los Andes, en Contao, X Región, Chile. (Fotografía tomada por el autor en 1986).*

Fig. 1.2 – *Ramificación de* Araucaria araucana *y* Nothofagus dombeyi, *así como de* Nothofagus pumilio, *como adaptación para no acumular nieve, en el Parque Nacional Huerquehue, Cautín, Chile. (Fotografía tomada por el autor en 1971).*



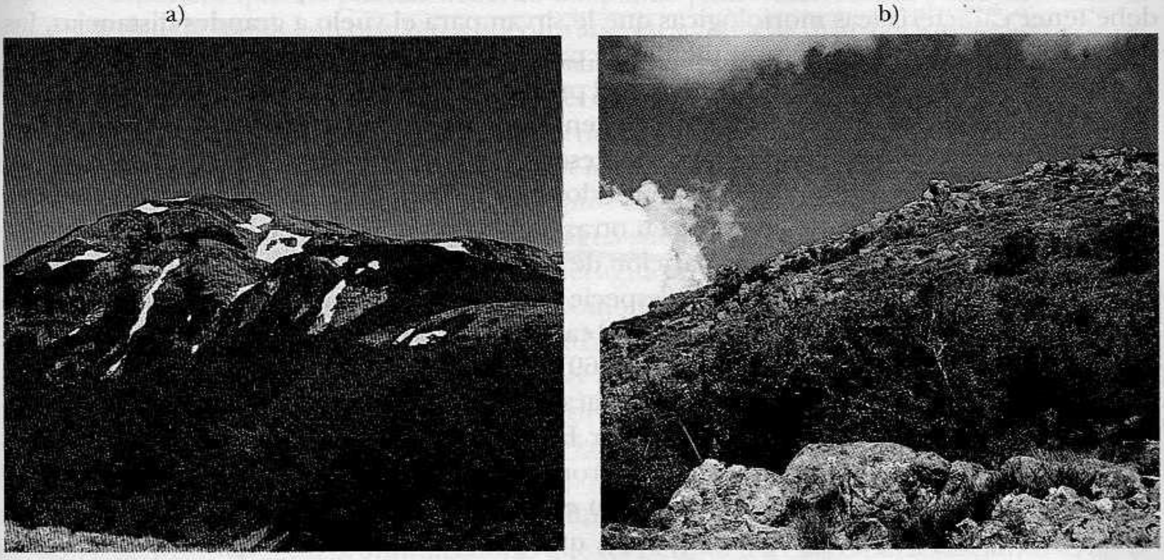


Fig. 1.3. – *Rodales achaparrados como adaptación a la nieve y a la rigurosidad medioambiental en general.* a) *De* Nothofagus pumilio *en la Cordillera Andina de Panguipulli, Choshuenco;* b) *De* Nothofagus obliqua *en la Cordillera Andina de Parral* (Bullileo). *(Fotografías tomadas por el autor en 1982).*

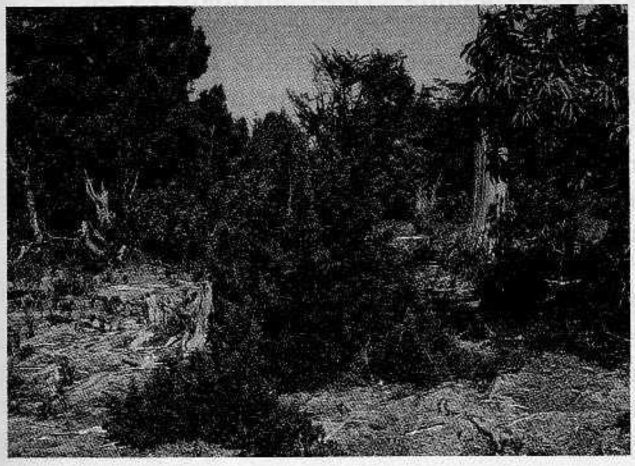


Fig. 1.4. – *Enanismo en árboles de* Fitzroya cupressoides *como respuesta a condiciones muy rigurosas del sitio, en particular suelo, viento y extremos de temperatura, en las mayores alturas de la Cordillera de la Costa de Valdivia* (Cordillera Pelada). *(Fotografía tomada por el autor en 1980).*

Desde el punto de vista del ciclo reproductivo de las plantas, es evidente que el clima tendrá un efecto importante en los procesos de floración, polinización, fructificación y dispersión o diseminación de los frutos o semillas. Todos estos procesos y fenómenos deberán adaptarse a la variación del clima que la especie encuentre a través de su rango de distribución. Así lo confirman en Chile Arroyo *et al.* (1983) para efectos de la polinización anemófila en los Andes sudamericanos. El desarrollo de los órganos de reproducción deberá adaptarse a la variación de los cambios estacionales; las flores masculinas y femeninas de las especies monoicas y dioicas deberán tener sincronizados sus ciclos de desarrollo. De igual modo, cuando la polinización es cruzada, los individuos deben florecer simultáneamente o traslapar sus períodos de floración, de modo que cada flor femenina pueda ser efectivamente polinizada por polen proveniente de flores masculinas de un individuo diferente.

Los órganos sexuales también deben experimentar adaptaciones según el agente de polinización que utilicen. Las especies anemófilas tendrán una gran variedad de adaptaciones para asegurar la polinización. En primer lugar, el polen debe tener condiciones para ser transportado por el viento; para ello debe ser liviano, de tal modo que se dificulte su caída, debe tener características morfológicas que le sirvan para el vuelo a grandes distancias, las flores deben producir grandes cantidades de polen y éste debe mantener su viabilidad en el aire por tiempo prolongado, todo ello con el propósito de asegurar la llegada de polen a las flores u órganos femeninos. Consistentemente con las adaptaciones del polen, la flor femenina adapta sus estilos y estigmas o sus escamas para recibirlo con seguridad, normalmente exponiéndose hacia arriba y ubicándose en la parte alta de las copas en muchas especies, o en la periferia de las copas en otras. La aparición inicial de las flores femeninas o protoginia y, por el contrario, la aparición de las flores masculinas antes que las femeninas o proterandria, son adaptaciones de la especie para favorecer la polinización cruzada.

Un excelente trabajo en que se analizan características de la polinización anemófila en las angiospermas es aquel de Whitehead (1969). Él establece nueve condiciones que deben tener los elementos florales y las especies para lograr un transporte y captura efectiva del polen. Las especies zoófilas y, en particular las entomófilas, experimentan adaptaciones morfológicas notables de las flores para promover la polinización por insectos u otros animales, las que generalmente consisten en elementos atractores para los insectos, como el color, el olor y el gusto, o bien la forma, que puede incluso hacer que se parezca a la hembra para efectos de copulación. Por otra parte, los insectos y animales polinizadores experimentan también adaptaciones, principalmente de sus órganos chupadores. Este tema es tratado en forma resumida y muy clara por Stern y Roche (1974) y en forma detallada por Faegri y Van der Pijl (1966) y Kugler (1970).

Con posterioridad a los procesos de polinización y fertilización, se produce el desarrollo del fruto y de la semilla que, una vez maduros, deben ser diseminados. En esta etapa se desarrollan numerosas adaptaciones mecánicas o fisiológicas, cuyo objetivo es permitir que la semilla esté presente en los sitios apropiados y en las condiciones adecuadas para germinar y establecer un individuo de la especie cada vez que ello sea posible. Las semillas o los frutos de algunas especies desarrollan mecanismos de vuelo que les permiten dispersarse utilizando el viento (anemocoria), las de otras, mecanismos de flotación y de protección que les permiten utilizar el agua para trasladarse (hidrocoria), o aparatos de fijación para adherirse a animales, o características que les permiten ser tragadas por los animales sin que se pierda la capacidad para germinar de la semilla, sino que por el contrario, se favorezca (zoocoria) y, por último, mecanismos de la planta misma para lanzar la semilla (autocoria). Un interesante y completo trabajo realizado en este tema, en el bosque húmedo siempreverde de Chile, es el de Armesto y Rozzi (1989). Además de esos mecanismos que

ANEMOCORIA => ADAPTACION DE FRUTOS o semillas Para dispersarce x el viento
HIDROCORIA => Plantas que utilizan H_2O Para deplezarce
ZOOCORIA => Planta que modifican semillas Para que estos

autocoria => capacidad de Planta de lanzar semillas

son tratados adecuadamente por Van der Pijl (1966), las semillas aseguran su germinación en el lugar y en el momento adecuados, para lograr el posterior establecimiento de las plántulas mediante mecanismos fisiológicos como la latencia y la tolerancia a la sombra de ellas, o la producción de semillas en grandes cantidades. Este tema, tocado aquí como parte de las adaptaciones que se desarrollan en las especies para lograr su sobrevivencia en ambientes variados, se desarrolla en forma más completa y en relación con los bosques chilenos y subantárticos en general, en un capítulo especial de este texto referido a ecología de la regeneración, que se incluye en la parte sobre dinámica de bosques.

Adaptaciones al suelo

El suelo es un factor del sitio que también varía considerablemente porque depende de otros factores que son, a su vez, muy variables, como el clima, los organismos y, en especial, la vegetación, el material geológico, la topografía y el tiempo (Jenny, 1980; Donoso, 1981a) y, porque las propiedades físicas y químicas del suelo son numerosas y también variables. Es evidente entonces que las plantas deberán adaptarse para desarrollarse y sobrevivir en la gran variedad de suelos con que van a encontrarse en su área de distribución. Gran parte de las influencias del suelo se reflejan en adaptaciones del sistema radical. Se supone que los tipos de raíces superficiales, difusas y pivotantes corresponderían a adaptaciones a diferentes condiciones de suelo. En las regiones mediterráneas, entre ellas la correspondiente a Chile Central, estas adaptaciones de las raíces están ligadas al déficit de agua disponible para las plantas en los períodos de verano y de principios de otoño, de modo que podrían definirse más bien como adaptaciones a la relación agua-suelo, quedando implícito que hay una adaptación al clima, puesto que la presencia del agua en el suelo en determinadas estaciones del año depende del tipo de clima. Especies como *Quillaja saponaria* (Vita, 1966; Martínez y Armesto, 1983), *Prosopis chilensis* (Donoso, 1981a) y *Acacia caven* (Sthoer, 1969) representan casos de especies con raíces pivotantes muy profundas; mientras que *Lithraea caustica* (Martínez y Armesto, 1983) y *Prosopis tamarugo* (Sudzuki, 1969), tienen raíces superficiales extendidas que les permiten obtener agua de las lluvias en la medida que éstas penetran en las primeras capas del suelo, lo que es muy importante cuando las lluvias son escasas y ligeras y hay competencia de otras plantas, especialmente de gramíneas; pero poseen al mismo tiempo raíces pivotantes o profundizadoras que les permiten a esas especies alcanzar el agua de napas freáticas profundas cuando no hay agua de lluvias disponible. Este último tipo de raíces se llama dual (Ávila *et al.*, 1978).

El desarrollo de micorrizas es también una adaptación al suelo de muchas especies forestales. Es sabido que especies que se desarrollan en suelos fértiles y húmedos o mésicos, logran sobrevivir en suelos pobres en nutrientes, especialmente en nitrógeno, y relativamente secos, gracias a la simbiosis de sus raíces con hongos micorrízicos; esta característica es típica de especies de *Nothofagus*, particularmente aquellas de amplia distribución en medioambientes muy variados en cuanto a suelo, como *Nothofagus dombeyi* y *N. obliqua* (Singer y Moser, 1965; Donoso, 1981a).

Adaptaciones a organismos

Un tercer factor del medioambiente, después de considerar el clima y el suelo, que determina también las características del sitio, es el de los organismos o elementos bióticos que interactúan con el clima y con el suelo y que, consiguientemente, varían o cambian dentro de las áreas de distribución geográfica de las especies. Las especies forestales deberán adaptarse a esta forma de variación del medioambiente, tema que es especialmente impor-

micorrizas => mutualismo donde hongo se une a árbol para suministrarle H2O tante para los silvicultores y para quienes se dedican al mejoramiento genético. En sus relaciones con los otros organismos, el individuo forestal se encuentra desde un principio en competencia por agua, nutrientes, luz y espacio, con las demás especies o con individuos de la misma especie. Para sobrevivir a esa competencia y desarrollarse adecuadamente en el sitio, el individuo y las especies necesitan adaptarse a las influencias ejercidas por otras especies vegetales en el espacio y a lo largo de todas las etapas de su vida. Para ello desarrolla diferentes características o adaptaciones que le confieren habilidad competitiva, la que le permitirá desplazar a otras especies del sitio, en otros casos ser desplazada y, en algunos, coexistir. El tema en cuanto a competencia será abordado con mayor amplitud en el capítulo correspondiente a dinámica de bosques.

En su relación con otros organismos, los árboles deberán adquirir resistencia a enfermedades provocadas por patógenos o daños de animales o insectos. En algunas especies hay genotipos o poblaciones resistentes a diversas razas del patógeno; en este caso se trata de genotipos mejor adaptados. Otras especies poseen resistencia específica de sus genotipos contra ciertos genotipos del patógeno; en este caso se trata de una estrategia adaptativa de determinada población o genotipo de la especie (Stern y Roche, 1974). Las especies pueden experimentar distintas adaptaciones en su relación con el parásito; la planta puede escapar del parásito, como en el caso de larvas que dependen de hojas jóvenes y emergen como larvas en árboles con foliación tardía, o puede desarrollar tejidos resistentes, substancias tóxicas o bloqueo de entradas naturales que inhabilitan el acceso del parásito, o bien puede desarrollar inhibidores bioquímicos o muerte de tejidos después que el parásito ha penetrado en el tejido del hospedante, con lo cual el parásito muere o es incapaz de desarrollarse; finalmente es posible también que la planta desarrolle tolerancia en su susceptibilidad al daño, lo cual constituye una adaptación (Stern y Roche, 1974). Al analizar la relación huésped-parásito es también importante tomar en cuenta las influencias medioambientales; algunos parásitos no se encuentran en determinadas áreas de la distribución de una especie forestal por razones climáticas, como es probable que sea el caso de la ausencia del cerambícido perforador *Holopterus chilensis* en las poblaciones septentrionales o mediterráneas y en las poblaciones de altura de *Nothofagus obliqua*. También se deben considerar en esta relación aspectos como la densidad de la población del árbol hospedante, o su desarrollo en bosques puros o mixtos, especialmente cuando se trata de daños de insectos. Por ejemplo, el ataque de *Holopterus chilensis* es más frecuente en rodales puros de *N. obliqua* que en bosques mixtos (Kruuse, 1980); y en especies de Nueva Zelanda se ha comprobado que los raleos, al disminuir la densidad, no sólo mejoran la tasa de crecimiento de las especies sino que también las liberan del ataque de insectos perforadores (Franklin, 1981). Literatura recomendable para este tema es el trabajo de Van der Plank (1968).

Adaptaciones al fuego

Finalmente, los árboles desarrollan adaptaciones especiales contra el fuego o incendios forestales, factor que es común a muchos ecosistemas forestales. Las adaptaciones son de muchos tipos y en parte fueron señaladas en el texto de Ecología Forestal que precede a este volumen (Donoso, 1981a). Stern y Roche (1974) dedican especial atención a este tema. En las regiones mediterráneas como las de Chile central, el fuego es un factor normal y, por consiguiente, son comunes las adaptaciones de las especies que ahí viven (Vita, 1989); lo mismo es válido para las regiones sometidas a vulcanismo frecuente, como aquellas zonas de bosques de la Cordillera de los Andes, donde especies como *Araucaria araucana* están evidentemente adaptadas al fuego (Donoso 1981a). Entre las adaptaciones al fuego más comunes se pueden mencionar el desarrollo de cortezas gruesas y densas, difícilmente inflamables, que constituyen una adaptación especial contra incendios superficiales; *Araucaria araucana* y *Nothofagus glauca* poseen este tipo de adaptaciones; también es una adaptación la capacidad de algunas especies para que las hojas regeneren en ramas y tallos después de la ocurrencia de incendios de copas, lo que se observa en varias especies siempreverdes como *Eucryphia cordifolia* y las mirtáceas. Para asegurar la regeneración después de los incendios forestales muchas especies han desarrollado la capacidad de producir brotes de raíz o desde las bases de los tallos, lo que es común en la mayor parte de las especies chilenas tanto mediterráneas como de los bosques húmedos australes (Donoso, 1981a; Vita, 1989). Otras adaptaciones al fuego las constituyen los mecanismos protectores de las semillas, que no sólo impiden que ellas se quemen, sino que las estimulan para que inicien la germinación; una adaptación similar la constituyen los conos serotinos de muchas pináceas del oeste de Estados Unidos y de países del mediterráneo (Pardos, comunicación personal), así como los lignotubérculos de algunos eucaliptos y de especies del chaparral californiano y, los bulbos y otros órganos subterráneos que permiten la regeneración de las especies después del paso del fuego (Donoso, 1981a; Vita, 1989).

3. Fenotipo y Plasticidad

A nivel del individuo es donde con mayor claridad se puede identificar y analizar la variación y los componentes que la determinan. El individuo de una especie que se observa en el terreno es el fenotipo (F), que corresponde a su fisonomía o apariencia y que puede ser muy parecido o bastante diferente a otro individuo de la misma especie, que es otro fenotipo. Ello es así porque esta apariencia del individuo se origina por la sumatoria de tres componentes: el genotipo (G), que es la constitución genética de un individuo, que la portan los genes; el medioambiente (MA), que corresponde a todos los factores del ambiente interno y externo de la planta y, la posible interacción del genotipo con el medioambiente (GxMA). Esta relación se expresa normalmente mediante la fórmula $F= G + MA + GxMA$.

No es simple definir si la apariencia del individuo, su fenotipo, se debe principalmente a la acción del genotipo o es controlada en mayor grado por el medioambiente. En la actividad forestal en terreno, el silvicultor se encuentra frecuentemente con este problema, cuando no ha sido previamente definido por alguna investigación. Por ejemplo, ante los individuos de *Araucaria araucana* enanos de la cordillera de Nahuelbuta (Donoso *et al.*, en preparación), cabe preguntarse en qué grado el enanismo tiene su origen en el genotipo o en las condiciones rigurosas del medioambiente que allí se encuentran. Al observar un rodal de *Austrocedrus chilensis* en la Cordillera de los Andes de la región mediterránea de Chile, era fácil percatarse, cuando todavía había suficiente bosque, que algunos individuos tenían un fuste limpio de ramas; otros en cambio, no habían experimentado poda natural alguna. Los campesinos se referían a ellos como Ciprés hembra y Ciprés macho, respectivamente (Donoso, 1981a). ¿En qué grado es el genotipo o es la densidad del rodal el determinante de esa característica?

La determinación del grado de influencia genética que define una característica de una especie es una preocupación básica de quienes se dedican al mejoramiento genético. Ellos calculan la varianza genética (Vg) y la varianza medioambiental (Vma) y, la sumatoria de ambas corresponde a la variación fenotípica ($Vf= Vg + Vma$). Con estos valores es posible calcular la heredabilidad de un carácter específico, es decir, en qué porcentaje él depende del genotipo. Se ha demostrado para las especies forestales una alta heredabilidad en algunas características que generalmente interesa mejorar, como la rectitud del fuste, el peso específico o densidad de la madera, la iniciación del desarrollo o brotación de las yemas durante el año, la susceptibilidad a algunos ataques fungosos, etc. Muchos otros caracteres, en cambio, están determinados principalmente por el medioambiente, es decir, tienen baja heredabilidad; entre ellos están el diámetro del tronco, influido en gran medida por la densidad del rodal y la altura del árbol, esta última determinada principalmente por las características del sitio. En un trabajo sobre variabilidad realizado con *Pinus radiata* en Chile (Delmastro *et al.*, 1982), se demuestra que las variables del clima y del suelo explican el mayor porcentaje de la variación en cuanto al ancho de anillo, es decir, el crecimiento en diámetro de la especie; en tanto que la variación en largo de fibras y en densidad y peso específico de la madera, poseen alta heredabilidad o, en otras palabras, dependen sólo en bajos porcentajes de factores externos o medioambientales.

De lo anterior se desprende que cada fenotipo dentro de una especie corresponde a un ente que es necesariamente distinto de otro cualquiera de la misma especie, puesto que las posibilidades de combinaciones diferentes del código genético determinan un número posible infinito de genotipos y, por otro lado, las variaciones medioambientales, como producto de combinaciones de los factores del medioambiente, son también infinitas. Sin embargo, cada característica del individuo es determinada por una información genética precisa, que se expresa en el hábitat en que se desarrolla el individuo; de este modo, se puede asumir que para una característica específica, el genotipo es uno solo y definido. Ese genotipo, en el terreno real se va a encontrar siempre con medioambientes diferentes, aunque las diferencias puedan ser sutiles. Si ese genotipo para un carácter se desarrollara en ambientes idénticos, se expresaría a través de fenotipos esencialmente iguales, adaptados a ese medioambiente; si, por el contrario, las diferencias entre medioambientes son muy marcadas y afectan al genotipo para ese carácter, la posibilidad, sin que haya cambio genético, es que no sea capaz de responder, con lo que desaparece de aquellos medioambientes desfavorables para ese carácter, o bien, que responda produciendo un fenotipo adecuado para cada medioambiente diferente. En este último caso se habla de plasticidad fenotípica o del fenotipo, que consiste en la capacidad de algunos genotipos para responder a medioambientes diferentes produciendo fenotipos radicalmente distintos (Bradshaw, 1965; Stebbins, 1970). El fenómeno de plasticidad fenotípica es una característica de valor adaptativo de una especie en muchas circunstancias (Bradshaw, 1965). Algunos caracteres poseen esta particularidad y se dice de ellos que son plásticos; de este tipo son en general aquellos caracteres que se manifiestan después de largos períodos de desarrollo, como la elongación del tallo, el tamaño que alcanzan las partes vegetativas de la planta, la cantidad de hojas, brotes y flores y la vellosidad. Otras características, entre las que destacan aquellas ligadas con las flores y frutos, es decir, las estructuras reproductivas, son generalmente no plásticas; estos caracteres, como el tamaño de las semillas, la forma de las flores, el número de estambres, mantienen su estabilidad, que es controlada genéticamente, frente a distintos estímulos medioambientales (Clausen *et al.*, 1940; Stebbins, 1950; Bradshaw, 1965).

Mientras mayor sea la cantidad de respuestas fenotípicas con que un genotipo pueda expresarse frente a variaciones del medioambiente, más plástica se podrá decir que es la especie. La plasticidad puede ser morfológica y fisiológica (Bradshaw, 1965). Sin embargo, debe considerarse que todos los cambios que se producen en la planta, derivados de cambios medioambientales, son esencialmente fisiológicos. Se habla de plasticidad morfológica cuando los efectos se manifiestan morfológicamente; cuando no es así se habla de plasticidad fisiológica.

Los factores del medioambiente se extienden normalmente a lo largo de gradientes y cada especie tiene límites a ambos lados del gradiente, más allá de los cuales no es capaz de sobrevivir. Estos son los límites de tolerancia de cada especie, que delimitan su rango de tolerancias, en cuya parte central se encuentra el óptimo ecológico, en el que la especie crece generalmente en forma más vigorosa (Figura 1.5). En la medida que una especie sea capaz de ocupar una mayor amplitud ecológica, es decir, poseer la capacidad de sobrevivir en una mayor cantidad de medioambientes diferentes, con un rango de tolerancias muy amplio, sin que se produzcan cambios genéticos en ella, mayor será su plasticidad fenotípica, como parece ser el caso de *Pinus radiata*, que en Chile es capaz de sobrevivir entre los 31° latitud norte en una zona semidesértica en la costa, hasta los 41° latitud sur, en una zona de muy altas precipitaciones.

Aun cuando la plasticidad fenotípica se considera que no compromete el genotipo, es necesario aclarar que la capacidad de una especie para responder fenotípicamente se encuentra bajo control genético y, por lo tanto, está sometida a la selección (Bradshaw, 1965; Solbrig, 1970).

Ejemplos de plasticidad fenotípica en los bosques templados sudamericanos

En un territorio como Chile, donde las condiciones topográficas, climáticas y geológicas determinan una impresionante variación medioambiental, resulta natural encontrarse también con una enorme variación vegetacional. Las especies, al dispersar sus propágulos, se ven enfrentadas a un medioambiente climático y edáfico que va cambiando permanentemente de norte a sur y también desde las tierras bajas a las altas. Necesariamente, o ven restringidas drásticamente sus áreas de distribución, con lo cual se tendería a una intensa especiación o proliferación de especies diferentes, o deben adaptarse constantemente, hasta el límite de sus tolerancias fisiológicas.

En muchas ocasiones la plasticidad fenotípica será la estrategia de gran valor adaptativo que encontrarán las especies para enfrentar la variación medioambiental. Cuando los cambios en el medioambiente son de muy corta duración, una especie no puede adaptarse a ellos mediante cambios genéticos y sólo puede hacerlo por plasticidad (Bradshaw, 1965).

En condiciones de clima mediterráneo, una de cuyas características son las fuertes fluctuaciones estacionales en precipitación y agua disponible en el suelo para la planta que se encuentra en el tipo forestal esclerófilo de Chile (Giliberto y Estay, 1978; Donoso 1981b), se produce con frecuencia plasticidad tanto fisiológica como morfológica, como respuesta

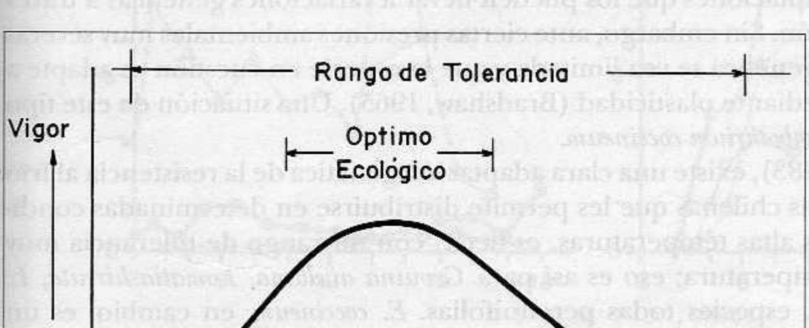


Figura 1.5. – *Rango de tolerancia y óptimo ecológico en un gradiente medioambiental de una especie. Si la especie es capaz de crecer en todo ese rango sin cambiar genéticamente, significa que posee gran plasticidad.*

adaptativa a esas fluctuaciones. La especie *Lithraea caustica*, típica de los bosques y matorrales esclerófilos, muestra una respuesta más plástica a la variación medioambiental que aquella observada para *Cryptocarya alba* y *Quillaja saponaria* (Martínez y Armesto, 1983). La especie *C. alba* no se adapta propiamente a la severa sequía estacional de verano y principios de otoño, sino que restringe su distribución a hábitat más mésicos, como quebradas y exposiciones sur y posee una raíz relativamente superficial (0,5 a 1 m de profundidad), que probablemente permite presiones xilemáticas muy bajas, menores o, por lo menos, iguales a –60 bars, tanto en exposiciones norte como sur. Estos potenciales tienen estrecha relación con las bajas tasas de fotosíntesis durante ese período. Por otro lado, *Q. saponaria* posee una raíz pivotante que penetra a profundidades de 7 a 8 m en el suelo, permitiéndole absorber agua que puede quedar durante la estación más seca en las napas freáticas profundas (Riveros *et al.* 1976), con lo cual es capaz de crecer en los períodos más secos en verano, incluso en las exposiciones secas y cálidas, durante las cuales alcanza presiones xilemáticas de –35 bars, valores que aumentan en la noche hasta –23,7 bars (Martínez y Armesto, 1983). En las exposiciones sur durante el verano alcanza presiones del xilema máximas de –28,5 bars al mediodía y logra valores más altos de fotosíntesis durante todo el día (Martínez y Armesto, 1983). *L. caustica*, en cambio, aunque experimenta una baja importante de la sequía de mediados de verano, aumenta consistentemente su tasa de fotosíntesis en cuanto el agua se hace menos limitante cuando ha avanzado el invierno (Figura 1.6), superando en más de tres veces a la de *Quillaja saponaria* y en tres a cuatro veces a la de *C. alba*. Esta rápida respuesta al cambio medioambiental en cuanto a la absorción de agua y aumento de la tasa de fotosíntesis se asocia al desarrollo de una raíz dual, que es una combinación de raíces superficiales, capaces de absorber el agua de las capas superiores del suelo durante o después de las lluvias y, una raíz pivotante profunda, que alcanza 3 a 4 m, con la cual puede utilizar el agua percolada que queda disponible durante períodos largos a mayores profundidades (Ávila *et al.*, 1978; Martínez y Armesto, 1983). Además, *L. caustica* tiene estomas capaces de responder rápidamente a cambios en el medioambiente que afectan a la absorción de agua, a la transpiración y a la fotosíntesis (Montenegro *et al.*, 1980). Estas características de *L. caustica* constituyen adaptaciones morfológicas y fisiológicas que corresponden a un tipo de plasticidad que permite a esta especie sobrevivir con más éxito que las otras a los períodos de mayores sequías que se observan en la región mediterránea de Chile.

En su tendencia a dispersarse ampliando sus áreas de distribución, las especies se encuentran con cambios muy severos en el medioambiente y frente a ellos adquieren resistencias especiales o adaptaciones que los pueden llevar a variaciones genéticas a través del mecanismo de la selección. Sin embargo, ante ciertas presiones ambientales muy severas es posible que la variación genética se vea limitada y que la especie en cuestión se adapte a la severidad de un factor mediante plasticidad (Bradshaw, 1965). Una situación de este tipo es posible encontrarla en *Embothrium coccineum*.

Según Steubing *et al.* (1983), existe una clara adaptación genética de la resistencia al frío de las especies de proteáceas chilenas que les permite distribuirse en determinadas condiciones con más bajas o más altas temperaturas, es decir, con un rango de tolerancia muy definido en cuanto a la temperatura; eso es así para *Gevuina avellana, Lomatia hirsuta, L. dentata* y *Lomatia ferruginea*, especies todas perennifolias. *E. coccineum*, en cambio, es un tropófito facultativo, es decir, una especie semidecidua, que no comparte esa característica genética de adaptación a determinados rangos de temperatura de las demás proteáceas. Mientras *G. avellana* mantiene un grado de resistencia al frío similar a través de los estados de plántula, juvenil y adulto, *E. coccineum* tiene una mayor resistencia de las plántulas al frío, pero esta resistencia disminuye gradualmente a medida que aumenta la edad. La condición

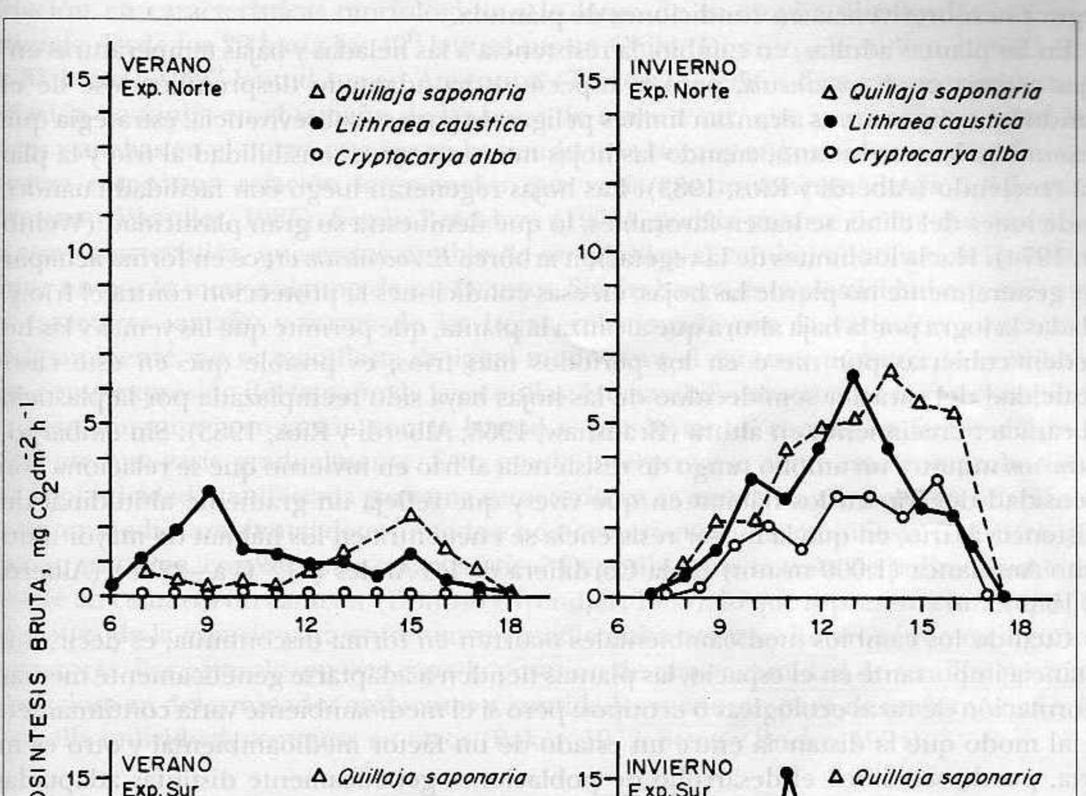


Figura 1.6. – *Tasas de fotosíntesis bruta comparadas de tres especies siempreverdes esclerófilas en exposiciones norte y sur en Chile central. La información fue tomada a mediados de verano y fines de invierno, que corresponden al momento crítico de la estación seca y al final de la estación lluviosa, respectivamente, en la región mediterránea de Chile. (Tomado de Martínez y Armesto, 1983).*

de mayor resistencia al frío de las plántulas de *E. coccineum* es muy importante, pues esta especie tiene una amplia distribución hasta los 56° latitud sur, donde se encuentra con temperaturas muy bajas, a una edad en que no se presenta la calidad de tropófito, lo que asegura su sobrevivencia en condiciones de plántula.

En las plantas adultas, en cambio, la resistencia a las heladas y bajas temperaturas en las hojas es baja en *E. coccineum*, pero la especie se ha adaptado desprendiéndose de ellas cuando las temperaturas alcanzan límites peligrosos para su sobrevivencia, estrategia que se presenta incluso en verano, cuando las hojas muestran gran sensibilidad al frío y la planta está creciendo (Alberdi y Ríos, 1983). Las hojas regeneran luego con facilidad cuando las condiciones del clima se hacen favorables, lo que demuestra su gran plasticidad (Weinberger, 1974). Hacia los límites de la vegetación arbórea *E. coccineum* crece en forma achaparrada y generalmente no pierde las hojas; en esas condiciones la protección contra el frío y las heladas la logra por la baja altura que alcanza la planta, que permite que las yemas y las hojas queden cubiertas por nieve en los períodos más fríos; es posible que en este caso la plasticidad del carácter semideciduo de las hojas haya sido reemplazada por la plasticidad del carácter crecimiento en altura (Bradshaw, 1965; Alberdi y Ríos, 1983). Sin embargo, *E. coccineum* muestra un amplio rango de resistencia al frío en invierno que se relaciona con la intensidad del frío en los hábitat en que vive y que refleja un gradiente altitudinal de la resistencia al frío, en que la mayor resistencia se encuentra en los hábitat de mayor altitud, como Antillanca (1.000 msnm) en la Cordillera de los Andes (–17°C a –22°C) (Alberdi *et al.*, 1985).

Cuando los cambios medioambientales ocurren en forma discontinua, es decir, a una distancia importante en el espacio, las plantas tienden a adaptarse genéticamente mediante la formación de razas ecológicas o ecotipos; pero si el medioambiente varía continuamente, de tal modo que la distancia entre un estado de un factor medioambiental y otro es muy corta, puede ser difícil el desarrollo de poblaciones genéticamente distintas adaptadas a cada medioambiente y, ante eso, la especie puede presentar tipos bastante notables de plasticidad (Bradshaw, 1965). Varias especies del género *Nothofagus* crecen en las laderas de la Cordillera de los Andes, desde áreas bajas hasta los límites altitudinales de la vegetación arbórea. En algunas de ellas, como *Nothofagus pumilio*, el espacio entre los sectores más altos y los más bajos de la distribución es bastante reducido, generalmente entre los 1.000 y los 1.300 m de altitud; y la variación en altura y forma de los individuos es continua y bastante espectacular en algunos casos, encontrándose árboles de gran tamaño en las áreas más bajas que van disminuyendo consistentemente de altura a medida que se asciende por las laderas, hasta llegar a individuos enanos o achaparrados y a veces a krummholz (Figura 1.7), (Veblen *et al.*, 1977; Donoso 1981a; Donoso 1987a), que eventualmente podrían constituir razas ecológicas (Clausen, 1940). Si es ésta la misma población, se trata aquí de un caso de

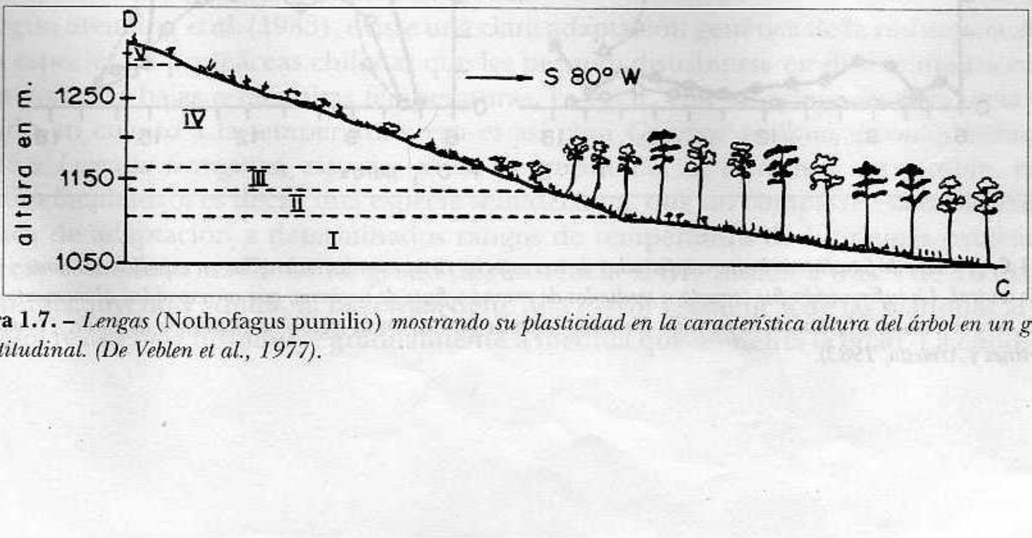


Figura 1.7. – *Lengas* (Nothofagus pumilio) *mostrando su plasticidad en la característica altura del árbol en un gradiente altitudinal. (De Veblen et al., 1977).*

plasticidad fenotípica, en que el carácter altura del árbol es modificado por el medioambiente (Solbrig, 1970).

La especie arbórea dioica *Maytenus boaria,* propia de Chile y Argentina, posee gran variación en características morfológicas a lo largo de su amplia distribución, la que se extiende desde los 29 hasta los 49° latitud sur en Chile (Donoso y Wendler, 1985) y desde los 33 hasta los 49° latitud sur en Argentina (Tortorelli, 1956). Esta especie presenta una variación continua en el tamaño de las hojas de norte a sur, que se manifiesta como hojas cortas y anchas en el norte, que se van haciendo más largas y angostas hacia el sur, lo que se expresa como una relación largo-ancho que varía continuamente desde 2,8 hasta 4,3 (Donoso y Wendler, 1985). Según Bradshaw (1965), podría tratarse de un ajuste continuo de esta característica, que es susceptible de ser plástica al cambio continuo del medioambiente en por lo menos alguno de sus factores. Sin embargo, esta plasticidad específica para los caracteres tamaño y forma de las hojas, relacionada con la variación continua del medioambiente, no se manifiesta de igual modo para el carácter número de semillas por kilo, como expresión del tamaño de las semillas; éste también muestra una gran variabilidad, pero sin ninguna correlación con la latitud y, por lo tanto, con algún factor del medio ambiente que varíe gradualmente. Esto puede interpretarse como una comprobación de que la plasticidad manifestada para una característica es específica para ella en relación con un factor medio- ambiental determinado y no necesariamente se manifiesta en la otra. ¿Qué ocurre, entonces, con esta otra característica? Es posible que se trate de polimorfismo de la especie en cuanto a un carácter (Donoso y Wendler, 1985), lo que representa una capacidad adaptativa de la especie para enfrentar un medioambiente muy heterogéneo en alguno de sus factores. Por ejemplo, en este caso, la posesión de mayor cantidad de semillas podría ser beneficiosa en determinados ambientes y, cantidades menores, pero de mayor tamaño para la semilla individual, ventajosa en otros (Baker, 1972; Stern y Roche, 1974).

4. Fenotipo y Variación genética

Cuando se habla de plasticidad del fenotipo se subentiende que se trata de capacidades adaptativas de las especies a medioambientes diferentes o cambiantes, sin que medie una variación genética. Existen especies que presentan gran plasticidad fenotípica, la cual se puede manifestar morfológica y fisiológicamente. Al explicar el concepto de plasticidad se decía que el genotipo, por lo menos para una característica específica, se le puede interpretar como definido para una especie determinada y que en el terreno va a encontrarse siempre con medioambientes diferentes, a los cuales puede responder adaptativamente, sin que se produzca un cambio genético, mediante plasticidad.

La segunda posibilidad, si la especie ha de sobrevivir, persistiendo en el tiempo bajo el efecto de una nueva condición ambiental, es que se adapte genéticamente, por acción de la selección natural, al cambio del medioambiente. La ocurrencia de esta variación genética, que tiene por finalidad la adaptación de caracteres de una especie a distintos medioambientes, es difícil de comprobar o demostrar, porque los medioambientes donde se desarrollan los supuestos distintos genotipos de una especie adaptados a ellos, son en realidad distintos y cambiantes, tanto en el espacio como en el tiempo. Sin embargo, para efectos de experimentación, un medioambiente se puede hacer uniforme y constante mediante su control en cámaras de crecimiento, o bien se puede reducir la variación medioambiental llevando a los individuos a espacios reducidos de características estrictamente uniformes en el terreno. Si se tiene ese ambiente uniforme y se hacen crecer en él distintos individuos de una especie y se encuentra que una vez desarrollados presentan características diferentes entre sí, ello significa que lo que se está expresando en el fenotipo es el genotipo y, por lo tanto, que se trata de genotipos diferentes y que la variación es genética.

Cuando se entra en el campo de la variación genética entre individuos o poblaciones de una especie y, especialmente, cuando se relaciona esa variación genética con la variación ecológica del medioambiente, se penetra necesariamente en el terreno de la selección natural y en las teorías de Darwin y, particularmente, en aquella que se refiere a la *supervivencia de los mejor adaptados.* De acuerdo con esta idea clásica de la selección natural, una especie biológica, por ejemplo un árbol, posee en sus células sexuales toda una dotación genética que significa una gran cantidad de características que se combinan con las de otro árbol, si se trata de heterogamia, en el proceso de fecundación. De ese proceso derivarán miles de semillas que contendrán toda la diversidad de caracteres de la especie. Todas esas semillas son potenciales productoras de un árbol, pero desde un primer momento se inicia un proceso de selección que significa, en definitiva, que sólo algunas, a veces una o ninguna, de las semillas potenciales llegará a sobrevivir como individuo adulto. El proceso de selección se inicia ya a partir de la fertilización, que puede fallar por deficiencias o impedimentos de las células sexuales femeninas o masculinas; o a partir de la célula fecundada, que puede fallar en su desarrollo para formar un embrión y una plántula viable. Una vez lograda una abundante producción de semillas en un árbol, éstas son diseminadas y, en ese proceso gran parte de ellas son eliminadas por fallas en sus características adaptativas que les impiden germinar aunque hayan caído en un lugar adecuado, o por acción aleatoria de los factores medioambientales, como la temperatura, el exceso o falta de humedad, el exceso o falta de luz, la interferencia o la competencia de otros vegetales, la predación, etc., factores que actúan tanto en relación con los individuos adaptados como con los inadaptados. Una vez que las semillas germinan, las plántulas emergidas sufren un nuevo proceso de pérdidas por mortalidad, el que se repite durante todos los períodos del desarrollo de los fenotipos hasta llegar a unos pocos, o uno solo, que pueden ser capaces de reproducirse generando nuevos individuos. Naturalmente, en este proceso opera el factor azar, pero en cada una de las etapas sólo los individuos adaptados podrán sobrevivir y cumplir sus ciclos de vida. De este modo, a través del proceso de adaptación y selección, una especie será capaz de desarrollarse y expandirse en algunos sitios constituyendo una población, en tanto que en otros no lograrán hacerlo.

La fuerza de esta acción de la selección puede apreciarse a través de una evaluación de la producción de semillas y de su posterior germinación y establecimiento a lo largo de un breve período, en un rodal de *Nothofagus glauca,* correspondiente al tipo forestal Roble-Hualo de la Cordillera de los Andes en la región mediterránea de Chile. La producción de semillas en un buen año en un bosque adulto de 500 árboles por hectárea, es de 2.000.000 de semillas por hectárea, que se diseminan entre la segunda quincena de marzo y mediados de abril (Donoso, 1975c). Del total de semillas caídas, sólo un 47% son viables; el 53% restante están huecas o perforadas por larvas de un microlepidóptero, lo que significa que sólo alrededor de 1.000.000 de semillas son capaces de producir plántulas (Donoso 1975c). Las semillas germinan principalmente en los meses de agosto y septiembre, aprovechando la luminosidad y temperaturas derivadas de la ausencia de hojas en los árboles y la humedad propia de finales de invierno (Donoso, 1975c; Puente, 1980). Las plántulas alcanzaron a un total de un millón, lo que representa una muy buena germinación (Donoso, 1975c), pero pueden llegar a cerca de tres millones en algunos rodales (Puente, 1980); una vez que se inician los calores en primavera, las plantas jóvenes se ven protegidas por los árboles que en ese momento están con hojas (Donoso, 1975c). La Tabla 1.1 muestra la mortalidad que se

Tabla 1.1. – Mortalidad de plántulas de *Nothofagus glauca* en sus dos primeros años de vida como regeneración natural en un bosque en laderas de exposición N.E. en Bullileo, Cordillera de los Andes (36° latitud sur y 600 m de altitud), después de un buen año de producción de semilla en el período 1970-1971

Edad (meses)	Nº plantas por hectárea	Mortalidad por hectárea	Mortalidad en %
Plántulas	1.008.500	—	—
6	733.000	275.500	27,4
12	537.500	195.500	19,4
24	508.000	29.500	2,8
Total	—	500.000	49,6

Fuente: Donoso, 1975c.

produce con el tiempo, durante dos años. En este período se aprecia que la principal causa de muerte es la desecación de las capas superficiales del suelo y de la hojarasca y, en menor proporción, el corte de cotiledones por insectos, lo que indica que en esta etapa es importante el proceso de selección de plántulas adaptadas a la sequedad (Donoso, 1975c).

Fuentes de variación genética

Las fuentes o causas que hacen posible la variabilidad genética, a través de la cual opera la fuerza de la selección natural, son: la mutación, la recombinación de genes y, el flujo de genes.

Las mutaciones son cambios estructurales de las moléculas de ADN constituyentes de los cromosomas y, también aberraciones cromosómicas. Las modificaciones moleculares de ADN significan generalmente cambios deletéreos. Si llegan a ser viables, son muy raras y sus efectos en las poblaciones son escasos, porque tienen muy bajas probabilidades de sobrevivir en la población, salvo que deparen una ventaja significativa a los fenotipos que las portan. Una mutación de esta índole puede ser de gran significación en la evolución de una población.

La mutación se considera como la fuente última de la variación genética. Pero, la recombinación es la fuente inmediata y más importante de variación genética en los individuos que se reproducen sexualmente, ya que aporta nuevas combinaciones de características genéticas que quedan expuestas al proceso de la selección natural y disemina la variabilidad producida por mutaciones favorables. Entonces, para que se produzca recombinación de genes y por lo tanto de caracteres, es condición necesaria que los individuos que se cruzan sean heterocigotos, puesto que los gametos de los homocigotos son todos genéticamente similares y la variación que se origina de su cruzamiento es muy escasa. Por ello, la reproducción sexual, a través de la polinización cruzada, actúa eficientemente para promover la variabilidad (Heslop - Harrison, 1964; Solbrig, 1970).

La mayor parte de las especies forestales se caracteriza por la polinización cruzada. Sin embargo, muchas poseen alguna forma de reproducción asexual o apomixis; así, en las angiospermas es común la reproducción por vástagos de tocón *(Nothofagus obliqua, Nothofagus alpina, Nothofagus glauca, Persea lingue, Cryptocarya alba,* y muchas más); o por brotes de raíces *(Eucryphia cordifolia, Laurelia philippiana, Laurelia sempervirens* y otras). Entre las coníferas tienen reproducción por vástagos de tocón *Araucaria araucana* (Schilling y Donoso, 1976) y *Sequoia sempervirens;* y varias coníferas tienen producción de raíces adventicias de las ramas. La reproducción asexual inhibe la variabilidad, promoviendo uniformidad, pero constituye un excelente mecanismo de las plantas para ocupar masivamente un tipo de hábitat, como es el caso de los clones que forman especies de *Populus* en el hemisferio norte.

La naturaleza y tasa de recombinación de genes son afectadas por factores externos e internos. Los factores externos son el tamaño y estructura de la población correspondiente (Stebbins, 1950). Los factores internos constituyen el sistema genético (Darlington, 1958) y consisten en los mecanismos mediante los cuales se regula la variabilidad en las poblaciones, mecanismos que se encuentran en el sistema de cromosomas de las especies y en la forma de reproducción (Stebbins, 1950; Heslop - Harrison, 1964; Solbrig, 1970).

Hay tres formas básicas de cómo opera la selección sobre las especies, determinando el sistema genético que prevalecerá ajustándose a un medioambiente específico: selección estabilizadora, selección disruptiva o diversificadora y selección direccional o progresiva. En una población en que está operando la selección estabilizadora, los fenotipos con características concentradas cerca del promedio de la población se ven favorecidos y constituyen la mayoría porque están más adaptados que los de los extremos debido a un medioambiente estable; estos últimos tienden a ser eliminados por selección. Esta selección estabilizadora ocurre en general en la parte central de la distribución de una especie (Figura 1.8). En la selección direccional, por el contrario, se favorece un extremo de la distribución fenotípica (Figura 1.8) lo que ocurre cuando el medioambiente cambia constantemente en una dirección, como sucede en una población que se desarrolla en un gradiente medioambiental; ello puede ser, por ejemplo, el caso de una especie que extiende su rango de distribución hacia latitudes cada vez más secas, o hacia altitudes cada vez más frías e inhóspitas. La selección disruptiva es aquella que favorece a los dos extremos en lugar del centro de una población original, tendiendo a dividirla en dos o más tipos de poblaciones (Figura 1.8) (Solbrig, 1970). Es evidente que en una misma población las fuerzas de la selección pueden

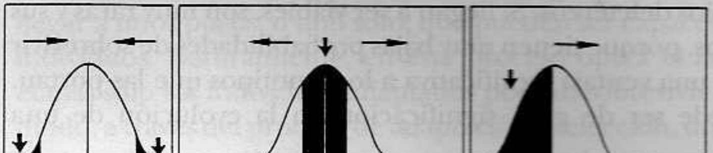


Figura 1.8. – *Esquema que muestra cómo operan los tipos de selección:* a) *Estabilizadora,* b) *Direccional* y c) *Disruptiva (De Solbrig, 1970).*

actuar en forma estabilizadora sobre algunos caracteres fenotípicos y en forma direccional o disruptiva sobre otros (Heslop - Harrison, 1964).

El *flujo de genes* puede ser considerado también como una fuente de variación genética de otro tipo. Consiste en la introducción de nuevos genes en una población de una especie, los que provienen de fuentes externas a ella, como migrantes de poblaciones contiguas o relativamente próximas, que llegan en forma de polen o de semillas. Estos migrantes llevan a la población nuevo material genético. El flujo de genes puede servir como una fuerza cohesiva para una especie, que actúa en cierto modo contra la selección, al evitar que dos poblaciones vecinas lleguen a ser demasiado diferentes. Este efecto dependerá de la tasa de flujo de genes, es decir, de la cantidad de polen o de semillas que emigren de una población a otra.

Entre poblaciones de una especie que se distribuye en un área extensa se observan generalmente diferencias entre ellas. Cada población vive en un medioambiente que es distinto entre una y otra. Ello significa que los fenotipos que son favorecidos por selección natural en un sitio no lo son necesariamente en otro, es decir, en cada sitio ciertas características del fenotipo tienen mayor valor adaptativo que otras. Sin embargo, la migración del polen y la diseminación de semillas de una a otra población introducirá genes en ellas, los cuales tenderán a ser eliminados si no favorecen adaptativamente a la especie en la población en que se introdujo. Si la mayor parte de los genes que provienen de la población vecina son favorables y por lo tanto se introducen a la nueva población y, por otro lado, pocos genes son eliminados, el flujo de genes estará evitando que las dos poblaciones se diferencien significativamente entre sí. Por el contrario, si los genes que llegan a la nueva población son muy escasos o son completamente eliminados, la selección natural actúa más rápidamente y las dos poblaciones tienden a diverger o diferenciarse genéticamente (Solbrig, 1970) (Figura 1.9). Esta última situación ocurre con mayor probabilidad cuando las dos poblaciones se encuentran separadas o aisladas geográficamente, por ejemplo por razones de distancia, o ecológicamente por ubicación en distintas exposiciones, o por ubicación en tierras altas versus áreas bajas muy húmedas o pantanosas. El flujo de genes puede ser restringido por escaso número de árboles reproductores, por diferencias en los

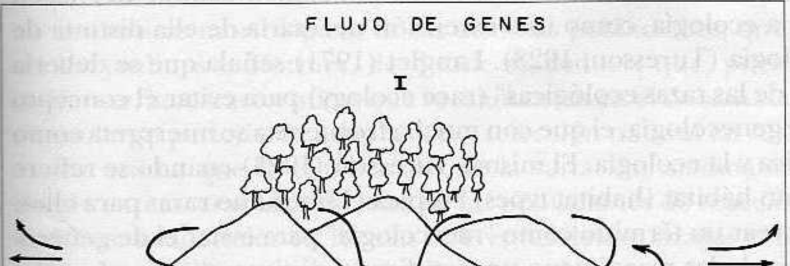


Figura 1.9. – *Flujo de genes entre poblaciones de una especie donde se muestra la acción de la selección estabilizadora y de la selección direccional.*

períodos de floración de los individuos o por limitación en la capacidad de dispersión de polen y semillas (Spurr y Barnes, 1980). Una ilustrativa y breve discusión sobre el flujo de genes entre poblaciones de árboles forestales se presenta en Spurr y Barnes (1980, pág. 33 - 35) y en Stern y Roche (1974, pág. 142 - 149).

Cuando entre las poblaciones se produce flujo de genes en forma efectiva, es decir ocurre cruzamiento, el proceso que está ocurriendo es la *hibridación*, fenómeno que también da origen a variabilidad entre las poblaciones de una especie.

La probabilidad que los genes se mantengan o desaparezcan de las poblaciones de una especie depende de su frecuencia en ellas, la que a su vez depende de la mutación, la selección y el flujo de genes. Es posible que ocurran fluctuaciones aleatorias que no dependen de la acción selectiva y que pueden evitar que una población alcance su mejor condición de adaptabilidad al medioambiente. Este fenómeno aleatorio se llama *deriva genética* y se produce cuando el número de individuos de la población es limitado. La probabilidad de ocurrencia en las poblaciones de árboles es muy baja (Solbrig, 1970, pág. 28 - 29; Stern y Roche, 1974, pág. 149 - 161).

5. Genecología o estudio de las razas ecológicas

Al hablar de la variabilidad genética en las especies forestales se está haciendo permanente referencia al medioambiente y al hábitat, conceptos que llevan al término genecología, sobre el que se discutirá en las páginas siguientes.

El ecólogo sueco G. Turesson (1923) es quien acuñó la palabra *Genecología*, derivada de la palabra griega "genos" = raza, y de ecología, señalando que se trata del estudio de las especies y sus tipos hereditarios derivados de un hábitat particular (habitat types), desde un punto de vista ecológico.

Turesson (1922b) señala que la especie linneana está constituida por una gran cantidad de formas hereditarias que se agrupan en la naturaleza en diferentes tipos que se encuentran en hábitat definidos. Ello hace necesario el estudio especial de estas formas hereditarias de la especie que por estar relacionadas con un hábitat, es decir, con el medioambiente, hacen que ese estudio pertenezca a la ecología, como una extensión necesaria de ella distinta de la autoecología y de la sinecología (Turesson, 1923). Langlet (1971) señala que se debería emplear el sinónimo "estudio de las razas ecológicas" (race ecology) para evitar el concepto equivocado a que induce el de genecología, el que con mucha frecuencia se interpreta como una combinación de la genética y la ecología. El mismo Turesson (1923) cuando se refiere a tipos o formas confinados a un hábitat (habitat types) emplea el sinónimo razas para ellos. En castellano sería necesario crear un término como "racecología" para evitar el de genecología, porque la frase "ecología de las razas" tiene un significado distinto, aunque Langlet (1971) también la emplea en una revisión histórica y muy crítica.

Langlet (1971) apoya la definición de genecología o racecología de Bennett (1964), que la señala como el estudio de la interacción genotipo-medioambiente a nivel de la población; agrega que "la preocupación fundamental de la genecología es la comprensión y control de la interacción entre variabilidad genética adaptativa y las fuerzas de la selección natural". Al autor de este texto le parece mejor esta segunda forma de definición porque la primera puede inducir al concepto de plasticidad, que corresponde a flexibilidad en el desarrollo de una especie frente a hábitat muy distintos (Heslop - Harrison, 1964), sin un compromiso de variación genética que sí está presente en la segunda definición.

La determinación de si la variación encontrada en características de una especie localizada en hábitat diferentes es sólo un problema medioambiental y compete por lo tanto únicamente el concepto de plasticidad, o bien está fuertemente relacionada con una modificación genética propia de cada una de las variaciones encontradas en cada hábitat diferente, es un asunto de gran importancia en las tomas de decisiones silviculturales o de política forestal en lo referente a la utilización de procedencias de una especie para introducirlas en un medioambiente distinto. Si las variaciones fenotípicas morfológicas y fisiológicas derivaran sólo de la plasticidad, debería esperarse una respuesta plástica al nuevo ambiente; pero, como frecuentemente no es así, sino que existen modificaciones genéticas, la procedencia introducida podría no responder al nuevo hábitat, con las consiguientes pérdidas y problemas.

Para solucionar esta incertidumbre, en silvicultura se ha utilizado frecuentemente el método de prueba y error, que consiste simplemente en probar la procedencia en el hábitat en que se quiere plantar, lo que implica alto costo y la probabilidad de un fracaso rotundo. Para evitar el realizar estas pruebas, la alternativa es conocer a priori si las características diferentes de una procedencia pueden ser genéticas o simplemente de origen plástico. Para ello hay que conocer cuáles son estas características que muestran variación, la probabilidad que ellas sean de origen genético o plástico y, los factores del medioambiente que varían y que han inducido las diferencias en las procedencias. Indudablemente que para tener ese conocimiento respecto de las especies se necesita que se hayan estudiado éstas en relación con su variación y que esos estudios estén debidamente publicados y difundidos. Con frecuencia será importante, o incluso necesario, que ese conocimiento se encuentre reforzado con los trabajos experimentales de terreno que ratifiquen lo que señala el conocimiento teórico.

Desde tiempos muy remotos, como lo indica Langlet (1971) en su revisión histórica, se vienen empleando métodos experimentales para comparar poblaciones de distintos hábitat de una especie.

El método llamado de "jardines uniformes o estándar", fue empleado por Turesson con el fin de distinguir si la variación entre las poblaciones se encontraba en los componentes genéticos o en los no genéticos. A través del jardín uniforme se intenta eliminar los efectos de modificación medioambiental directa de los individuos. En los trabajos de Turesson las características morfológicas de las distintas poblaciones, que eran evidentes, se mantenían en los jardines uniformes, de donde se deducía que, puesto que el medioambiente era uniforme, las características que se mantenían en él debían ser de origen genético, derivadas de un largo período de adaptación y selección natural en sus hábitat específicos.

Se estima que la eliminación de la variación medioambiental en el jardín uniforme puede enmascarar la capacidad de las poblaciones de reaccionar adaptativamente a medioambientes especiales en formas diferentes determinadas genéticamente. Por ejemplo, dos poblaciones diferentes, una de ellas capaz de responder adaptativamente a intensa luminosidad y la otra no, cultivadas en un jardín con luminosidad moderada, pueden fallar en cuanto a mostrar sus diferencias en la respuesta a la intensidad luminosa (Heslop - Harrison, 1967). Para evitar este tipo de dificultades se considera preferible utilizar el método de los jardines recíprocos, que consiste en establecer tantos jardines uniformes como tipos de hábitat o procedencias de una especie que se van a ensayar y, en cada uno de ellos se hacen crecer individuos de todas las procedencias, de tal modo que siempre cabe la posibilidad que en alguno de ellos se manifiesten características adaptativas que pueden quedar enmascaradas en otro.

En el ámbito forestal, como anteriormente se ha señalado, se utilizan los ensayos de procedencia, que en lugar de emplear trasplantes de individuos completos, como se ha hecho en los trabajos clásicos de genecología (Turesson, 1925; Clausen *et al.*, 1940), debido obviamente a la dificultad o imposibilidad de hacerlo con árboles, se usan semillas recolectadas de las distintas procedencias y sembradas en los jardines uniformes o recíprocos. El problema que se enfrenta con este método consiste en que las semillas corresponden a una población que desciende de antepasados que han sufrido el proceso de selección, pero las semillas mismas no han sido sometidas a ese proceso y contienen toda la variabilidad de la especie (Heslop - Harrison, 1967). Es posible corregir esta falla utilizando reproducción vegetativa, mediante estacas de las distintas procedencias.

Diferenciación genecológica

A través de los trabajos y observaciones de Turesson y de otros autores anteriores que, según Langlet (1971), datan ya desde hace dos siglos, así como de trabajos posteriores de Clausen y colaboradores (Clausen *et al.*, 1940), se concluyó que las especies vegetales de amplias distribuciones geográficas presentan variación en sus características morfológicas y fisiológicas y, que esta variación dentro de la especie está generalmente correlacionada con diferencias en el hábitat. Gran parte de esta diferenciación ecológica resulta, como ya se ha sañalado, de no ser de tipo plástica y, al no serlo, se puede atribuir a la acción de la selección natural que actúa sobre la variabilidad natural de las poblaciones, seleccionando a los genotipos mejor adaptados al medioambiente local (Turesson, 1922c, 1925; Heslop - Harrison 1964). Esta diferenciación ecológica que muestran muchas especies tiene generalmente una base genética, hecho que es aceptado y que se conoce como diferenciación genecológica (Harberd, 1956).

Turesson (1923) señaló que las especies mostraban diferenciación cuando su distribución se encontraba con diferentes tipos de hábitat, lo que ocurría no sólo en especies que se distribuían en áreas climáticamente diferentes en el norte y en el sur, o en el este y el oeste, sino también en especies con rangos de distribución limitados, donde se presentaban hábitat distintos. De aquí concluyó Turesson que las especies constituían un mosaico de poblaciones adaptadas, cada una, a hábitat característicos y diferentes, separados unos de otros, lo que implica discontinuidad (Heslop - Harrison, 1964). A estas poblaciones diferenciadas Turesson las llamó ecotipos, definiendo el *ecotipo* como el "producto que resulta de la respuesta genotípica de una población a un hábitat particular" (Turesson, 1922 b y c, 1923, 1925).

Todos los trabajos experimentales de Turesson y el análisis desarrollado por él, lo llevaron a la concepción de la variación discontinua y al concepto de ecotipo, que ha sido largamente discutido pero que se mantiene con mucha fuerza, aunque a veces erradamente, en la mente y en la terminología de los ecólogos y de los silvicultores. Sin embargo, de alguna manera el mismo Turesson (1925) discute el problema de la discontinuidad al referirse a los cinturones climáticos que se producirían en una gran área de distribución de una especie en los sentidos latitudinal y longitudinal, cinturones en cada uno de los cuales se desarrollaría un ecotipo climático. Sin duda, está sugiriendo la continuidad posible a lo largo de una gran zona climática cuando dice que los ecotipos de las zonas intermedias se parecen más unos a otros y los de los puntos extremos del norte y del sur del área de distribución muestran claras diferencias entre ellos y, que se debe enfatizar en este sucesivo cambio de las especies con las diferentes zonas, la pérdida sucesiva de factores genotípicos que se tiene que producir, porque se tornan inútiles para la adaptación a una zona determinada.

Sin embargo, fue Langlet (1934) el primero en señalar que la mayoría de los factores del hábitat de mayor importancia varían en forma continua en el espacio y no en forma escalonada, por lo que se debe esperar, en general, en especies de amplia distribución, una variación gradual, como resultado de la adaptación a ese cambio continuo del medioambiente. Esa variación continua ya había sido observada en *Pinus sylvestris* por Vilmorin (1862), Schott (1904) y Engler (1908), como lo indica el mismo Langlet (1963). Rápidamente se concluyó que la interpretación que condujo sólo a la variación discontinua estaba ligada a la forma de muestreo que se dirigió a poblaciones distantes de una especie, que ocupaban hábitat muy diferentes, con lo que, naturalmente, se enmascaraba la variación continua que existía en el área total de distribución (Langlet, 1963; Heslop - Harrison, 1964).

Huxley (1938) creó el término *cline* para identificar la variación continua en una población, queriendo decir con ella cualquier gradación en características medibles. Grant (1971) define *cline* como un cambio gradual en un carácter particular en una serie de poblaciones que se encuentran en un gradiente geográfico.

Huxley (1938) estableció una terminología de clines agregando prefijos, la cual fue complementada por Gregor (1939). Esta terminología se resume como sigue:

Cline : cualquier gradación en características medibles.
Ecocline : una cline o gradación correlacionada con una variable medioambiental o con un gradiente ecológico observable.
Topocline o Geocline : una cline relacionada con un gradiente geográfico.

De estos términos, cline y ecocline son los que se utilizan generalmente. Gregor (1946) y Gregor y Watson (1961) proponen que el ecotipo es más bien un rango dentro de un ecocline y desarrollan la idea de diferenciación ecotípica, enfatizando que ella es ecoclinal y, por lo tanto, que predomina la continuidad sobre la discontinuidad y que es preferible usar esa frase en vez de la palabra ecotipo.

Clausen *et al.* (1940), en sus famosos experimentos de trasplantes de diferentes especies en el transecto de California, concluyen que lo que ellos llamaron *razas ecológicas* en vez de ecotipos, son entidades claramente distintas unas de otras, adaptadas discontinuamente a un hábitat particular.

Heslop - Harrison (1964) concluye de esta discusión sobre continuidad y discontinuidad de la variación adaptativa, que ambas ocurren y que se puede reconocer una variación clinal y mosaicos de ecotipos diferentes, lo que depende del tipo de distribución geográfica y ecológica de la especie. De hecho, la literatura actual se refiere claramente a ambos tipos de variación. Stern y Roche (1974) señalan que la variación continua clinal y la variación discontinua, racial o ecotípica de las poblaciones, dependen esencialmente de: la distribución de los hábitat o nichos en el espacio y en el tiempo, la tasa de migración o flujo de genes de las poblaciones y las diferencias en la intensidad de la selección de los alelos implicados.

Variación continua o clinal

Stern y Roche (1974) y Grant (1971) se refieren a la variación clinal o continua de poblaciones como el producto de la selección para determinados caracteres fenotípicos óptimos que varían continuamente a lo largo de gradientes geográficos.

Dentro de cada población local la selección opera estabilizando aquellos caracteres adaptativos importantes para los gradientes geográficos, lo que tiende a mantener a las poblaciones alrededor de sus valores medios. Sin embargo, la migración o flujo de genes estará permanentemente introduciendo nuevas variantes o caracteres genéticos desde las poblaciones vecinas, produciendo un efecto direccional contrario a la selección estabilizadora, efecto direccional que opera en los extremos del rango de distribución de las especies (Figura 1.10).

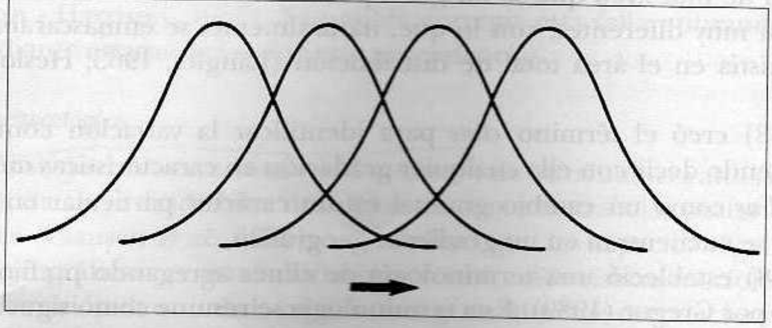


Figura 1.10. – *Diagrama esquemático que muestra subpoblaciones a lo largo de un cline con un cambio continuo del óptimo poblacional. (De Stern y Roche, 1974).*

Un ejemplo gráfico muy claro de esta variación clinal en un carácter a lo largo de un gradiente geográfico se muestra en la Tabla 1.2. Las semillas de *Nothofagus obliqua* disminuyen de tamaño y de peso gradualmente de norte a sur a lo largo de toda la distribución latitudinal (r= 0,828; p < 0,001). Lo mismo ocurre para el carácter número de estambres por flor masculina, que disminuye en forma gradual desde el norte hacia el sur, habiendo una alta correlación entre ese carácter y la latitud (r= 0,915; p < 0,001) (Donoso, 1979a y b).

Tabla 1.2. – Variación del tamaño, el peso de las semillas y el número de estambres por flor masculina de *Nothofagus obliqua* en forma clinal a lo largo de un gradiente geográfico en su distribución latitudinal en Chile.

Procedencia geográfica	Latitud Sur	Altitud (msnm)	Peso seco de semillas[1]	Número de estambres por flor
El Roble	33°07'	1.200	0,352	58,77
Loncha	34°12'	100	0,426	55,15
Bellavista	34°87'	1.200	0,248	60,36
Radal	35°10'	1.000	0,248	—
Esperanza	35°75'	600	0,236	46,48
Bullileo	36°20'	700	0,142	46,19
Recinto	36°80'	700	0,172	44,76
Malleco	38°20'	600	0,142	30,97
Villarrica	39°20'	400	0,124	34,52
Osorno	40°20'	400	0,132	35,08
Frutillar	41°12'	100	0,128	—

Fuente: Donoso, 1979a y b.

[1] Promedio de 20 semillas por árbol.

Las principales fuentes de variación clinal en grandes áreas de distribución de las especies son los factores climáticos; principalmente se observan tendencias geográficas en precipitación, temperatura y quizás en fotoperíodo (Stern y Roche, 1974). La correlación de los factores climáticos (precipitación media anual, precipitación durante la estación de crecimiento y temperatura media anual) con la latitud, son muy altas y, del mismo modo lo son con las características morfológicas en el gradiente de distribución latitudinal de *Nothofagus obliqua* (Donoso, 1979a y b).

De acuerdo con lo indicado por la Tabla 1.3 y otros datos, la variación clinal de las poblaciones de *Nothofagus obliqua* es evidente y su condición de polinización cruzada favorece la variación continua (Baker, 1953).

Las especies forestales que se distribuyen sobre grandes extensiones en que el medioambiente cambia gradualmente, tienden a presentar ecoclines o variación clinal. Este tipo de variación geográfica continua se produce cuando el sistema poblacional es más o menos continuo en esa gran área de distribución, lo que puede ocurrir cuando el hábitat de la especie tiene una distribución continua o semicontinua (Grant, 1971).

Probablemente una de las especies forestales que ha sido más intensamente estudiada hace ya largo tiempo, desde el punto de vista genecológico, es *Pinus sylvestris*, especie forestal que ocupa una amplia distribución en Europa y de la cual fueron estudiadas 52 procedencias (Langlet, 1959, 1963) que abarcaban 25° de latitud y varias características morfológicas y fisiológicas, como longitud de las acículas y período de latencia, entre otras. Estos estudios demostraron una variación clinal en las características de la especie que indican una clara correlación con la latitud (Fig. 1.11) y que reflejan una respuesta al fotoperíodo que corresponde a una adaptación a la diferente longitud de la estación de crecimiento de las procedencias de la especie (Heslop - Harrison, 1964).

Tabla 1.3. – Correlación entre características seleccionadas de *Nothofagus obliqua* y los factores climáticos, latitud y altitud a lo largo de su rango de distribución; los números sobrepuestos indican niveles de significación (1= 0,001; 2= 0,01; 3= 0,1; 4= 0,2; 5= 0,4; 6= 0,5; 7= 0,9)

		X1	X2	X3	X4	X5	X6	X7	X8
X1	Peso de semillas	1,0	$0{,}78^{2}$	$0{,}43^{5}$	$0{,}87^{1}$	$0{,}78^{2}$	$0{,}75^{2}$	$0{,}83^{1}$	$0{,}90^{1}$
X2	Número de estambres		1,0	$0{,}34^{5}$	$0{,}90^{1}$	$0{,}85^{2}$	$0{,}66^{6}$	$0{,}92^{1}$	$1{,}0^{2}$
X3	Capacidad germinativa			1,0	$0{,}38^{5}$	$0{,}21^{7}$	$0{,}56^{3}$	$0{,}56^{3}$	
X4	Precipitación media anual				1,0	$0{,}96^{1}$	$0{,}72^{2}$	$0{,}73^{2}$	
X5	Precipitación período vegetativo					1,0	$0{,}88^{1}$	$0{,}97^{1}$	
X6	Temperatura media anual						1,0	$0{,}97^{1}$	
X7	Latitud sur							1,0	
X8	Altitud								1,0

Fuente: Donoso (1979a).

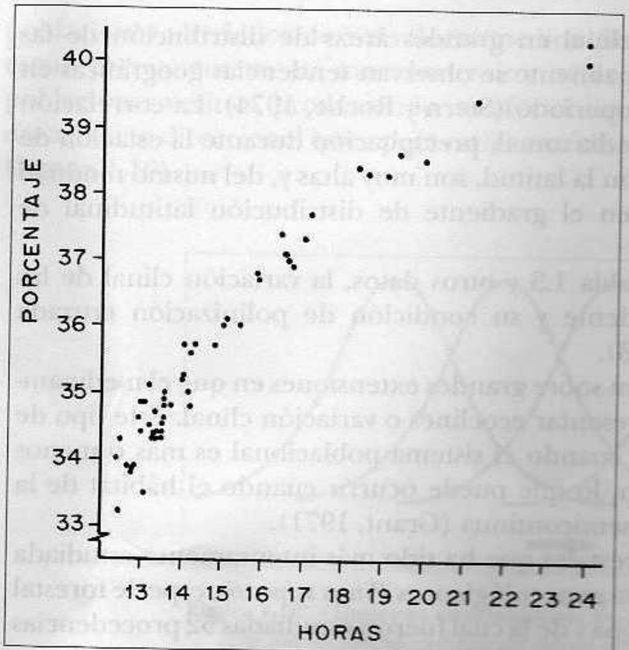


Figura 1.11. – *Relación entre contenido de materia seca y duración del fotoperíodo del primer día del año con un promedio de temperatura normal de + 6 ºC en los hábitat nativos de 52 procedencias de* Pinus sylvestris *cultivados en Estocolmo. (Langlet, 1959).*

Numerosas evidencias de variación clinal en características morfológicas y fisiológicas de las especies forestales se han encontrado en relación con los gradientes medioambientales ligados con la latitud y la altitud; entre ellos el fotoperíodo es un fenómeno que presenta esa gradualidad en los sentidos latitudinal y altitudinal y está ligado con la iniciación y la interrupción del crecimiento, con la iniciación de la floración y con la abscisión. Además el gradiente con que se presenta el fotoperíodo está generalmente ligado con las precipitaciones, con las temperaturas y las heladas, especialmente en los períodos de crecimiento.

EJEMPLOS DE VARIACIÓN CLINAL EN LOS BOSQUES TEMPLADOS SUDAMERICANOS

Las características geográficas de Chile están determinadas por una extendida latitud de 40º en el extremo meridional de Sudamérica, enmarcada en un estrecho pasadizo de un par de grados de longitud como promedio, determinado por la presencia permanente hacia el este de la Cordillera de los Andes y hacia el oeste del Océano Pacífico. En este medio geográfico es clara la posibilidad que se desarrolle un gradiente climático a lo largo de sus 40º de latitud, así como gradientes climáticos altitudinales que pueden abarcar desde el nivel del mar hasta sobre 5.000 metros de altitud en el norte y sobre 2.000 metros en el sur. Gran parte de las especies forestales en Chile y de la región de Argentina correspondiente a los llamados bosques subantárticos, se desarrollan a lo largo de parte de esa extensa latitud. Destacan entre esas especies las del género *Nothofagus* (Donoso, 1987 a), cuyos rangos de distribución muy variados y extensos, así como la variación gradual en los montos de precipitación anual, se aprecian en la Figura 1.12.

Además de los *Nothofagus*, entre las especies forestales subantárticas poseen amplias distribuciones geográficas *Austrocedrus chilensis, Pilgerodendron uviferum, Maytenus boaria, Quillaja saponaria, Cryptocarya alba, Lithraea caustica, Persea lingue, Aextoxicon punctatum, Laurelia philippiana, Laurelia sempervirens, Gevuina avellana, Drimys winteri, Eucryphia cordifolia, Embothrium coccineum, Lomatia hirsuta, Lomatia ferruginea y Weinmannia trichosperma.* Por consiguiente, todas esas especies son susceptibles de presentar algún grado o tipo de

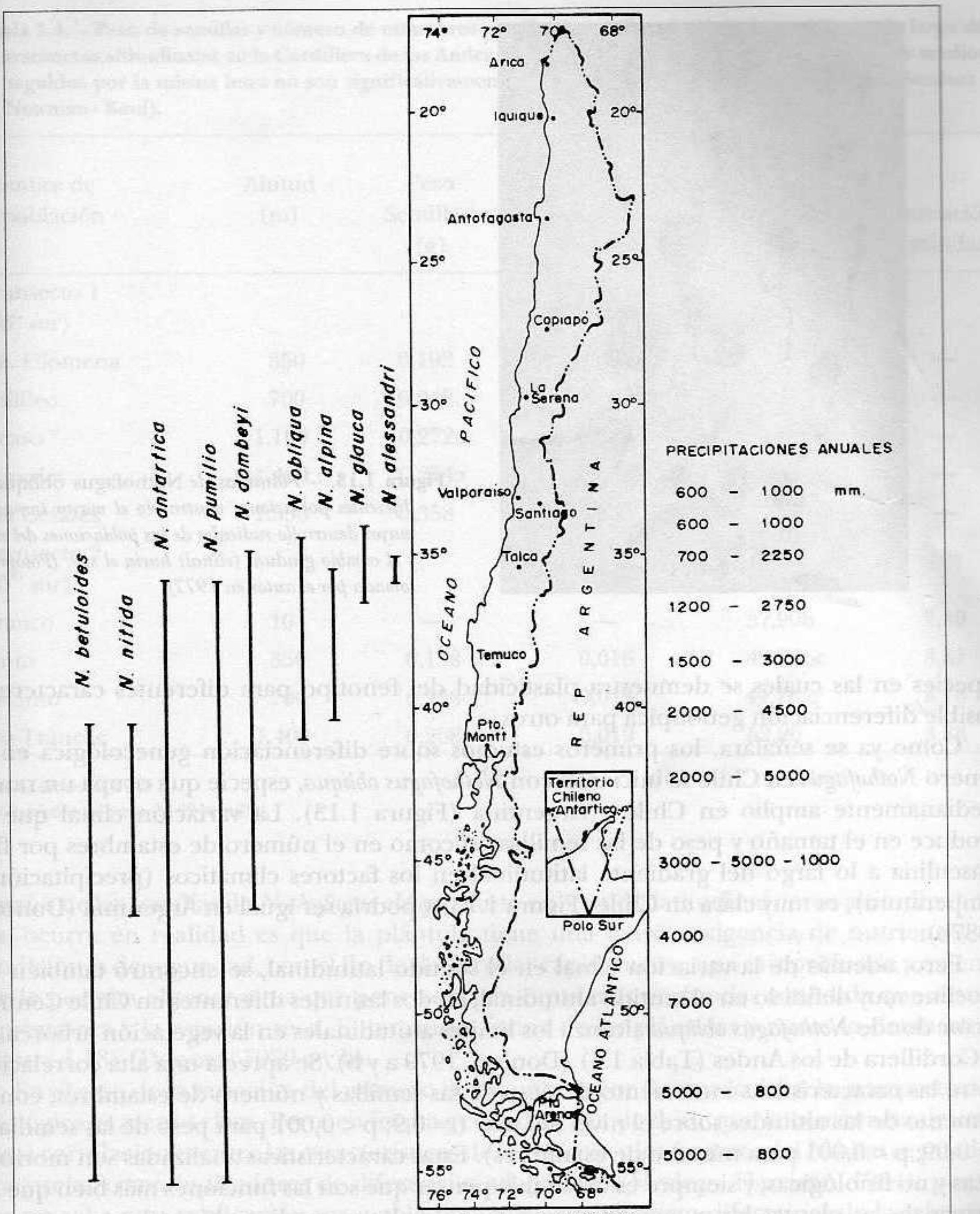

N. betuloides
N. nitida
N. antartica
N. pumilio
N. dombeyi
N. obliqua
N. alpina
N. glauca
N. alessandri
74°
72°
70°
68°
Arica
Iquique
20°
Antofagasta
25°
Copiapo
La Serena
30°
OCEANO PACIFICO
Valparaiso
Santiago
35°
Talca
Temuco
40°
Pto. Montt
REP. ARGENTINA
Territorio Chileno Antartico
Polo Sur
45°
50°
OCEANO ATLANTICO
Pta. Arenas
55°
76°
Escala 1 : 10.000.000
PRECIPITACIONES ANUALES
600 - 1000 mm.
600 - 1000
700 - 2250
1200 - 2750
1500 - 3000
2000 - 4500
2000 - 5000
3000 - 5000 - 1000
4000
7000
5000 - 800
5000 800

Fig. 1.12. – *Distribución geográfica latitudinal de las especies del género* Nothofagus *de Chile y Argentina y variación de la precipitación, factores que condicionan el desarrollo de ecoclines.*

diferenciación genecológica, o bien, de plasticidad fenotípica. Antecedentes documentados al respecto existen sobre *Maytenus boaria* (Donoso y Wendler, 1985); *Q. saponaria, C. alba* y *L. cautica* (Martínez y Armesto, 1983); *E. coccineum, G. avellana, Lomatia dentata, L. hirsuta* y *L. ferruginea* (Alberdi y Ríos, 1983; Steubing *et al.*, 1983); y *N. antarctica* (Alberdi *et al.*, 1985),

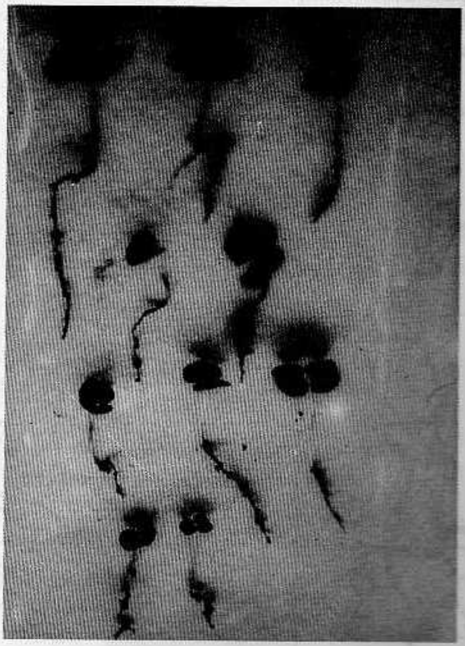


Figura 1.13. – *Plántulas de* Nothofagus obliqua *de diferentes poblaciones mostrando el mayor tamaño y mayor desarrollo radicales de las poblaciones del norte y el cambio gradual (clinal) hacia el sur. (Fotografía tomada por el autor en 1977).*

especies en las cuales se demuestra plasticidad del fenotipo para diferentes caracteres y posible diferenciación genotípica para otros.

Como ya se señalara, los primeros estudios sobre diferenciación genecológica en el género *Nothofagus* en Chile se iniciaron con *Nothofagus obliqua*, especie que ocupa un rango medianamente amplio en Chile y Argentina (Figura 1.13). La variación clinal que se produce en el tamaño y peso de las semillas así como en el número de estambres por flor masculina a lo largo del gradiente latitudinal en los factores climáticos (precipitación y temperatura), es muy clara en Chile (Figura 1.13) y podría ser igual en Argentina (Donoso, 1987b).

Pero, además de la variación clinal en el sentido latitudinal, se encontró también un ecocline muy definido en el sentido altitudinal, en dos latitudes diferentes en Chile Central, sector donde *Nothofagus obliqua* alcanza los límites altitudinales en la vegetación arbórea en la Cordillera de los Andes (Tabla 1.4) (Donoso, 1979 a y b). Se aprecia una alta correlación entre las características incremento de peso de las semillas y número de estambres, con el aumento de las altitudes sobre el nivel del mar ($r= 0,9$; $p < 0,001$ para peso de las semillas y $r= 0,99$; $p < 0,001$ para número de estambres). Estas características analizadas son morfológicas y no fisiológicas; y siempre es razonable pensar que son las funciones más bien que las formas de las plantas las que se adaptan a las variaciones medioambientales aun cuando también se interpreta que las formas no son otra cosa que una expresión externa de la fisiología. Esto último parece ser lo que ocurre en el carácter tamaño de las semillas, el que disminuye de norte a sur, del mismo modo como la estación de crecimiento varía de muy seca en el norte a húmeda en el sur y, las temperaturas son altas en verano y bajas en invierno en el norte, mientras que en el sur son moderadas y relativamente uniformes. Ello significa que la sequedad es más fuerte en el norte (Donoso, 1979a y b).

Baker (1972) ha demostrado que las semillas de una especie tienden a aumentar de peso en la medida que aumenta la probabilidad, a lo largo de su distribución, de quedar expuestas a la sequedad después que han germinado. Esto es justamente lo que explica la variación del

Tabla 1.4. – Peso de semillas y número de estambres por flor masculina de *Nothofagus obliqua* a lo largo de transectos altitudinales en la Cordillera de los Andes de la zona mediterránea de Chile; los valores medios seguidos por la misma letra no son significativamente diferentes entre sí ($p < 0,01$; prueba de Student - Newman - Keul).

Nombre de la población	Altitud (m)	Peso Semillas[1] (g)	Desviación estándar	Número promedio estambres por flor	Desviación estándar
Transecto 1 (36° sur)					
Sta. Filomena	350	0,192	0,015	—	—
Bullileo	700	0,248	0,008	—	—
Picaso	1.100	0,272a	0,022	—	—
Corrales	1.400	0,274a	0,021	—	—
Los Césares	1.550	0,358	0,033	—	—
Transecto 2 (37° sur)					
Arauco	10	—	—	37,90b	2,30
Pinto	350	0,158	0,016	40,72bc	3,81
Recinto	700	0,238	0,013	44,76 c	3,16
Las Trancas	1.400	0,268	0,019	52,20	3,88

Fuente: Donoso, 1979 b.

[1] Promedio de peso de 20 semillas.

tamaño de las semillas de *Nothofagus obliqua* tanto en sentido latitudinal como altitudinal. Lo que ocurre en realidad es que la plántula tiene una mayor exigencia de nutrientes en condiciones de sequedad, con el fin de desarrollar rápidamente una raíz profunda y extensa que le permita obtener agua que penetre hacia capas más profundas a medida que avanza la primavera y la estación seca. El tamaño y forma de las plántulas y raíces lo demuestran (Figura 1.13) (Donoso, 1979 a y b).

En el caso de la variación del número de estambres por flor masculina, la interpretación fisiológica es menos clara. Pero, en forma general, se puede decir que la ocurrencia de estas claras correlaciones entre las características de las plantas y los factores del hábitat se pueden interpretar como indicadores de diferencias adaptativas (Heslop - Harrison, 1964), puesto que no cabe otra explicación razonable para ellas que el efecto diferencial de la selección provocada por la necesidad de adaptación a hábitat que van cambiando gradual pero significativamente (Figura 1.10) (Grant, 1971; Stern y Roche, 1974).

En las especies *Nothofagus alpina* y *Nothofagus dombeyi* también se ha demostrado una variación clinal en el número de semillas por kilogramo, valor asimilable al de peso seco o tamaño de las semillas (Ordóñez, 1986; Werner, 1987; Donoso, 1987a) (Tabla 1.5).

Nothofagus alpina presenta un rango de distribución relativamente estrecho y el ecocline en el sentido latitudinal se ve claro. En el sentido altitudinal su distribución es estrecha, ocupando en general una faja a altitudes medias (Donoso 1981a, 1987), lo que hace poco probable una variación clinal en ese gradiente.

Tabla 1.5. – Ecocline en el carácter tamaño de las semillas, en términos de número de semillas por kilo, a lo largo del gradiente latitudinal de su distribución para las especies *Nothofagus alpina* y *Nothofagus dombeyi*.

Nothofagus alpina			*Nothofagus dombeyi*		
Procedencia	Latitud Sur	Nº de semillas por kilo	Procedencia	Latitud Sur	Nº de semillas por kilo
Vilches* (Talca)	35º40'	75.658	Atacalco* (Ñuble)	36º52'	283.688
Ralco* (Ñuble)	36º45'	92.030	Los Cipreses* (Ñuble)	37º35'	229.884
Rva. Forestal* (Malleco)	38º00'	121.364	Nva. Etruna** (Cautín)	39º08'	478.804
Coñaripe* (Cautín)	39º20'	132.732	San Pablo* (Valdivia)	39º36'	482.273
Remeco* (Valdivia)	39º50'	134.459	Llancaura** (Osorno)	40º16'	497.310
Chihuío* (Lago Ranco)	40º25'	144.376			
Raulintal** (La Unión)	40º25'	149.011			

Fuente: Werner, 1985, Ordóñez, 1986, Donoso 1987.
* Cordillera de los Andes.
** Cordillera de la Costa.
Además la procedencia costera de Raulintal sigue el patrón de variación latitudinal.

En un trabajo realizado con ocho procedencias de *Nothofagus alpina,* las mismas indicadas en la Tabla 1.5 más una correspondiente a Curaco ubicada aproximadamente a los 40º latitud sur, se analizó la resistencia a la sequía mediante la medición del déficit crítico subletal, la transpiración relativa (en cuanto a la evaporación), transpiración cuticular o mínima y el área foliar; se estudió también el crecimiento del tallo y algunas variaciones fenológicas como el inicio de la foliación y la abscisión y, el inicio y cese del crecimiento del tallo (Tajan, 1989). El objetivo del trabajo fue determinar el tipo de variación existente entre procedencias de diferentes latitudes.

El déficit crítico subletal, definido como la capacidad de soportar pérdida de agua sin sufrir daños letales (resistencia plasmática), y cuantificado como el cuociente entre la saturación realcanzable (porcentaje) y el déficit de saturación relativa (porcentaje), entregó valores muy bajos, si se comparan con los obtenidos con especies chilenas siempreverdes (Weinberger, 1977). Se sugiere que estos bajos valores tendrían su origen en la condición caducifolia de la especie y el corto período de vida de las hojas (Tajan, 1989). Sin embargo, los valores de déficit crítico subletal muestran que las procedencias más ecuatoriales poseen valores más altos y que éstos disminuyen gradualmente de norte a sur, variación clinal que es consistente con el ecocline en el tamaño de semillas que se muestra en la Tabla 1.5 y que indica una adaptación a la mayor incidencia de sequías en el norte respecto del sur en el hemisferio sur.

Tabla 1.6. –Déficit crítico subletal, transpiración relativa mínima o cuticular y crecimiento anual de ocho procedencias de *Nothofagus alpina*.

Procedencia	Latitud	Déficit crítico subletal	Transpiración relativa (%)	Transpiración mínima (%)	Crecimiento en altura medio anual (cm)
Vilches	35°40'	26,44	36,7	7,68	55,18
Ralco	36°45'	26,11	19,6	4,48	63,11
R.F.Malleco	38°00'	19,13	18,4	4,17	22,44
Coñaripe	39°20'	23,93	15,4	3,09	35,49
Remeco	39°50'	22,61	18,4	3,64	33,36
Curaco	40°00'	20,40	16,6	3,33	24,38
Chihuío	40°25'	19,50	21,6	4,56	44,64
Raulintal	40°25'	17,33	25,5	4,93	63,26

Fuente: Tajan, 1969.

La baja resistencia plasmática de las hojas de *Nothofagus alpina* a la sequedad se ve compensada aparentemente por una transpiración mínima muy baja, que implicaría una resistencia constitucional muy alta que, a su vez, compensaría la baja resistencia plasmática de la especie (Tajan, 1989) (Tabla 1.6). En esta propiedad, sin embargo, no se aprecia una variación clinal clara en el sentido latitudinal.

Tampoco se aprecia esa ecocline en el crecimiento medio anual en altura, donde las dos procedencias más australes se asemejan a las dos septentrionales, sugiriendo la probable presencia de genotipos distintos que expresan propiedades fisiológicas adaptativas.

Nothofagus dombeyi tiene un rango de distribución latitudinal y también altitudinal muchísimo más amplio, faltando procedencias de unos seis grados hacia el sur y dos hacia el norte para verificar la tendencia a variación ecoclinal que, por lo menos en los tres grados de latitud evaluados, es relativamente clara, aun cuando faltan procedencias en los 38°, donde se observa un salto abrupto entre los valores. En esta especie es importante también verificar si se produce un ecocline altitudinal y longitudinal, ya que ocupa un amplio rango de distribución en esos sentidos, desde la costa del Pacífico en algunos puntos, hasta cerca del límite vegetacional arbóreo en otros y alcanzando, además, una amplia distribución al lado oriental de la Cordillera de los Andes, en Argentina.

Variación discontinua, ecotípica o racial

La variación geográfica discontinua, ecotípica o racial, se considera a menudo como un caso especial y opuesto a la variación clinal continua.

Las condiciones necesarias para que se desarrolle esta variación se encuentran cuando el hábitat de la especie ocupa áreas relativamente pequeñas que se distribuyen en forma discontinua en el espacio, como puede ser el caso de cumbres aisladas de montañas para una especie andina o alpina, o como pueden ser mallines aislados en la montaña, como aquellos en que crece en sus límites norte *Pilgerodendron uviferum* (Martínez, 1981). En este caso se trata de un sistema poblacional en colonias, cada una de las cuales constituye una población aislada o semiaislada, que tiende a adaptarse a su medioambiente específico, particularmente si no se favorece el flujo de genes (Grant, 1971). Si las poblaciones son suficientemente aisladas pueden tender a ser muy uniformes (monomórficas) como consecuencia de la deriva genética, constituyendo razas geográficas disyuntas o alopátricas (Grant, 1971), o razas ecológicas mayores con distribuciones vicariantes (Heslop - Harrison 1964).

Sin embargo, la variación discontinua puede ocurrir también en una especie simpátrica, lo que implica que las poblaciones que constituyen razas viven en una misma área y pueden entrecruzarse en zonas de contacto, pero los hábitat o nichos en que crece cada una son diferentes y posibilitan el desarrollo de razas, que a diferencia de las anteriores, que Grant llama geográficas, se denominan, en este caso, ecológicas (Grant, 1971), o razas ecológicas con distribuciones en mosaico (Heslop - Harrison, 1964). Estas diferencias, en este caso, están dadas por una distribución alterada de tipos de suelo o tipos de roca (Gregor y Watson, 1961; Grant, 1971; Stern y Roche, 1974), de pendientes con distinta exposición en terrenos de montaña (Grant, 1971) o de frecuencia de heladas tardías que es mayor en las depresiones u hoyos de frío que en las pendientes (Stern y Roche, 1974).

Heslop - Harrison (1959) destaca que las poblaciones de especies de polinización cruzada poseen una reserva de variabilidad genética que puede no expresarse fenotípicamente en sus ambientes normales, pero que si se expone a otros medioambientes queda abierta a selección y se puede expresar en ese ambiente distinto, e incluso llegar a constituir una raza diferente.

Entre las especies que presentan ecotipos o razas geográficas o ecológicas con distribución vicariante más conocidas en la literatura está la especie arbustiva californiana *Potentilla glandulosa* (Clausen and Hiesey, 1959; Heslop - Harrison, 1964) y *Gilia leptantha* (Grant y Grant, 1956).

En el campo de las especies forestales, el caso de *Pinus ponderosa* es muy interesante (Wells, 1964 a y b). De un estudio con 298 progenies individuales provenientes de 60 rodales diferentes, todos los numerosos caracteres analizados a través de análisis de varianza y análisis de correlación indicaron la presencia de una variación genética discontinua tanto entre como dentro de las dos variedades conocidas de *Pinus ponderosa: Pinus ponderosa variación ponderosa* y *Pinus ponderosa variación scopulorum.* Las progenies fueron divididas en cinco ecotipos (Figura 1.14).

Las barreras que permitieron a estos ecotipos diferenciarse genéticamente en respuesta a diferentes presiones de selección, determinadas principalmente por el clima, fueron en su mayor parte geográficas y constituidas por montañas y grandes superficies áridas sin árboles (Wells, 1964).

Ejemplos de variación ecotípica en bosques templados sudamericanos

Aun cuando no han sido investigados los casos específicos, se puede sugerir con alta probabilidad de acertar, que en el variadísimo medioambiente de Chile y el sur de Argentina, particularmente en la Cordillera de los Andes, se desarrollan razas geográficas en algunas especies que presentan claramente distribuciones vicariantes.

Por ejemplo, *Araucaria araucana,* conífera chileno-argentina, tiene una distribución vicariante (Figura 1.15). La parte más importante se ubica sobre los 800 metros y hasta el límite de la vegetación arbórea en la Cordillera de los Andes y allí crece generalmente sobre material volcánico del tipo escorias o arenas gruesas, sometida a altas precipitaciones nivales, a estaciones de crecimiento cortas, a condiciones climáticas rigurosas en general, a erupciones volcánicas y deslizamientos de escorias relativamente frecuentes (Veblen, 1982). Separadas por la Depresión Central, a varios kilómetros de distancia se ubican las poblaciones de la Cordillera de la Costa, conocida en ese sector como Cordillera de Nahuelbuta, donde *Araucaria araucana* crece en general entre los 700 y los 1.100 metros de altitud, sobre un

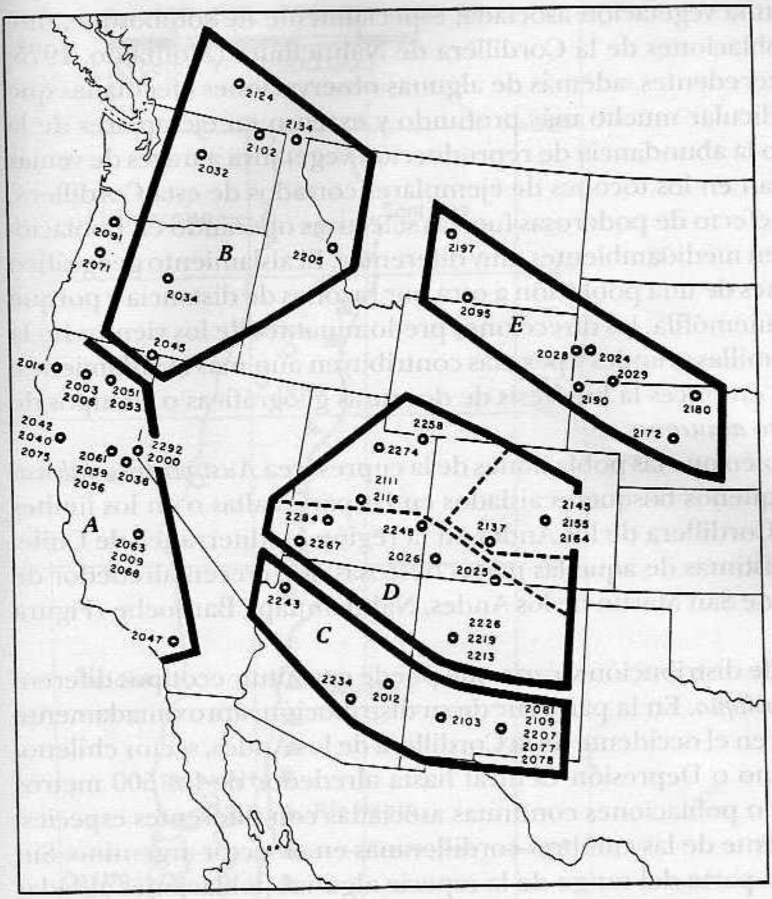

2124
2134
2102
2032
B
2091
2071
2205
2034
2197
2095
E
2045
2014
2003
2006
2051
2053
2028
2024
2029
2190
2180
2042
2040
2075
2292
2000
2061
2059
2056
2038
2258
2274
2172
2111
2116
2145
2155
2164
2284
2267
2248
2137
A
2063
2009
2066
2026
2025
D
2243
2226
2219
2213
C
2047
2234
2012
2081
2109
2207
2077
2078
2103

Figura 1.14. – *Ecotipos definidos a partir de 60 progenies de rodales de* Pinus ponderosa, *desarrollados durante dos años en Michigan. A= California. B= Meseta del Norte. C= Interior del Sur. D= Interior Central. E= Interior del Norte. Las líneas punteadas en el ecotipo de Interior Central indican divisiones que están menos definidas que el ecotipo primario.*

suelo desarrollado *in situ* sobre rocas metamórficas y, en ocasiones, graníticas, bajo un clima con gran influencia mediterránea, con algunas precipitaciones nivales durante el invierno en las partes más altas, pero principalmente con precipitación pluvial y condiciones generales de clima más moderadas que en la Cordillera de los Andes (Montaldo, 1975; Delmastro y Donoso, 1988; Veblen, 1982). Estas muy diferentes condiciones medioambientales han

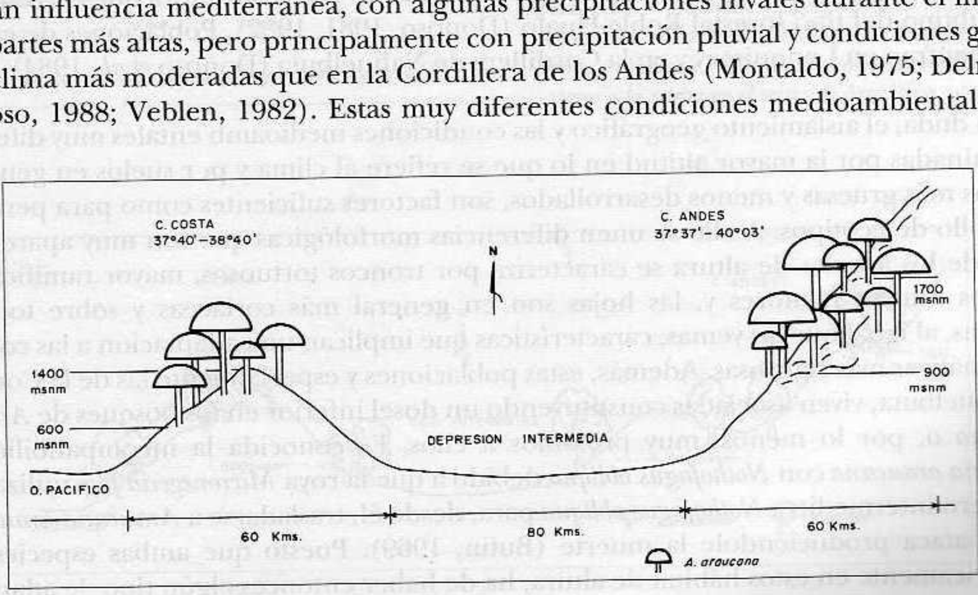

C. COSTA
37°40'-38°40'
N
C. ANDES
37°37'-40°03'
1700
msnm
1400
msnm
900
msnm
600
msnm
DEPRESION INTERMEDIA
O. PACIFICO
60 Kms.
80 Kms.
60 Kms.
A. araucana

Figura 1.15. – *Distribución geográfica de* Araucaria araucana *mostrando la distribución vicaria muy notable en esta especie.*

determinado el desarrollo de una vegetación asociada, especialmente de sotobosque, mucho más rica y densa en las poblaciones de la Cordillera de Nahuelbuta (Montaldo, 1975; Veblen, 1982). Todos estos antecedentes, además de algunas observaciones efectuadas que comprueban un desarrollo radicular mucho más profundo y extenso en ejemplares de la Cordillera de la Costa, así como la abundancia de reproducción vegetativa a través de yemas latentes epicórmicas que quedan en los tocones de ejemplares cortados de esta Cordillera, son elementos que sugieren el efecto de poderosas fuerzas selectivas operando en poblaciones de una especie que crecen en medioambientes muy diferentes. El aislamiento geográfico es claro e impide el flujo de genes de una población a otra por razones de distancia y porque aun cuando la polinización es anemófila, las direcciones predominantes de los vientos no la favorecen. Por otra parte, las semillas grandes y pesadas contribuyen aún más al aislamiento. Estas consideraciones sugieren entonces la hipótesis de dos razas geográficas o ecotipos de distribución vicaria en *Araucaria araucana*.

Es altamente probable también que las poblaciones de la cupresácea *Austrocedrus chilensis* que se han desarrollado en pequeños bosquetes aislados en las partes altas o en los límites de la vegetación arbórea de la Cordillera de los Andes en la región mediterránea de Chile, constituyan razas geográficas distintas de aquellas masas boscosas que crecen alrededor de los lagos en el sector argentino de San Martín de los Andes, Nahuelhuapi, Bariloche (Figura 1.16).

Otro caso muy importante de distribución vicaria que puede constituir ecotipos diferentes se encuentra en *Nothofagus obliqua*. En la parte sur de su distribución, aproximadamente desde el paralelo 37 hacia el sur en el occidente de la Cordillera de los Andes, sector chileno, esta especie crece desde el Llano o Depresión Central hasta alrededor de los 500 metros sobre el nivel del mar, formando poblaciones continuas asociadas con diferentes especies. Algo similar ocurre hacia el oriente de las cumbres cordilleranas en el sector argentino. Sin embargo, se encuentran en esta parte del rango de la especie algunas poblaciones aisladas de las ya mencionadas y ubicadas a mayor altitud, a veces cerca del límite altitudinal de la vegetación arbórea y que en forma general se ha tendido a darles el nombre de Robles de altura, que no hay que confundir con las poblaciones de Roble de altura que corresponden a un subtipo del tipo forestal Roble-Hualo (Donoso, 1981, 1982). Poblaciones de este tipo se encuentran en Lonquimay y en la Cordillera de Nahuelbuta (Donoso *et al.*, 1984) (Figura 1.17).

Sin duda, el aislamiento geográfico y las condiciones medioambientales muy diferentes, determinadas por la mayor altitud en lo que se refiere al clima y por suelos en general de texturas más gruesas y menos desarrollados, son factores suficientes como para permitir el desarrollo de ecotipos. A ello se unen diferencias morfológicas que son muy aparentes; la forma de los árboles de altura se caracteriza por troncos tortuosos, mayor ramificación y tamaños mucho menores y, las hojas son en general más coriáceas y sobre todo más resinosas, al igual que las yemas, características que implican una adaptación a las condiciones climáticas más rigurosas. Además, estas poblaciones y especialmente las de la Cordillera de Nahuelbuta, viven asociadas constituyendo un dosel inferior en los bosques de *Araucaria araucana* o, por lo menos, muy próximos a ellos. Es conocida la incompatibilidad de *Araucaria araucana* con *Nothofagus obliqua* debido a que la roya *Micronegeria fagi* utiliza como mesonero intermedio a *Nothofagus obliqua* para, desde él, trasladarse a *Araucaria araucana*, a la cual ataca produciéndole la muerte (Butin, 1969). Puesto que ambas especies viven simpátricamente en estos hábitat de altura, ha de haber entonces algún tipo de adaptación en relación con el ataque del hongo. Las poblaciones de *Araucaria araucana* son continuas en ambas cordilleras y las de *Nothofagus obliqua* no lo son; entonces se puede concluir que es

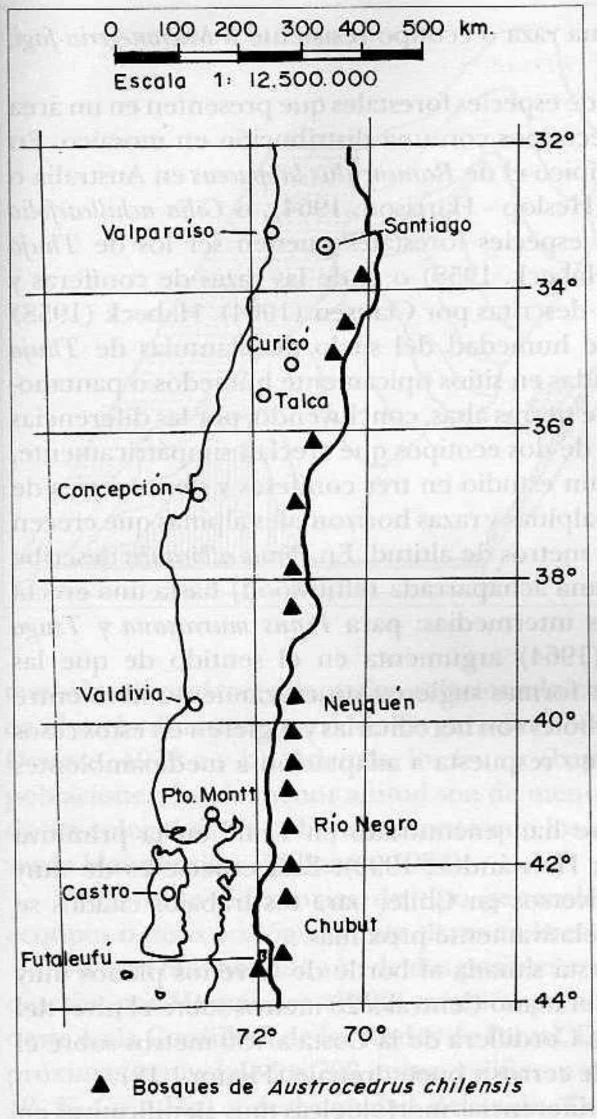

0 100 200 300 400 500 km.
Escala 1: 12.500.000
32°
34°
36°
38°
40°
42°
44°
72°
70°
Valparaíso
Santiago
Curicó
Talca
Concepción
Valdivia
Neuquén
Pto. Montt
Río Negro
Castro
Chubut
Futaleufú
Bosques de Austrocedrus chilensis

Figura 1.16. – *Distribución geográfica de* Austrocedrus chilensis *en que se muestran los bosquetes aislados mediterráneos de Chile y los bosquetes transandinos próximos a la estepa en el sector de Argentina.*

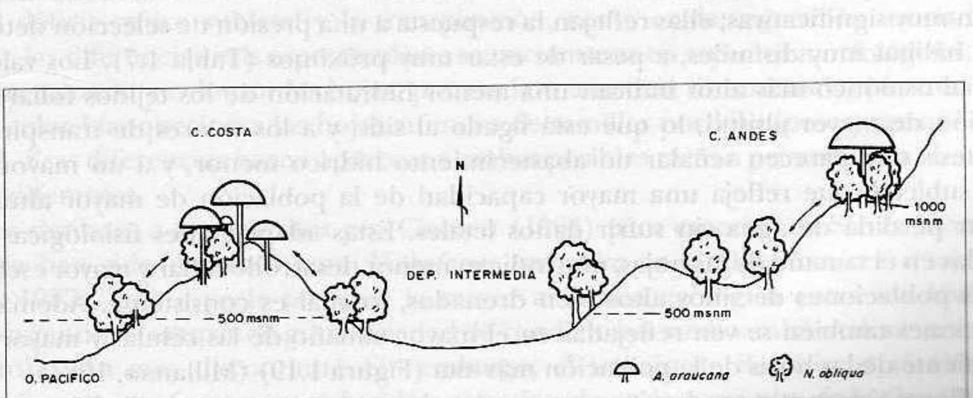

C. COSTA
C. ANDES
N
1000 msnm
DEP. INTERMEDIA
500 msnm
500 msnm
O. PACIFICO
A. araucana
N. obliqua

Figura 1.17. – *Distribución geográfica de* Nothofagus obliqua *en su rango meridional, en que se aprecian las poblaciones vicarias asociadas con bosques de* Araucaria araucana.

esta última especie la que ha desarrollado una raza o ecotipo resistente a *Micronegeria fagi*, sugerencia que, sin duda, debe investigarse.

Más difícil parece ser encontrar ejemplos de especies forestales que presenten en un área común —simpátricas—, razas ecológicas o ecotipos con una distribución en mosaico. En especies herbáceas se menciona como caso típico el de *Ranunculus lappaceus* en Australia o *Dactylorchis incarnata* en las Islas Británicas (Heslop - Harrison, 1964), o *Gilia achilleaefolia* (Grant, 1971). Casos asimilables a éstas en especies forestales pueden ser los de *Thuja occidentalis* en Wisconsin, Estados Unidos (Habeck, 1958) o el de las razas de coníferas y sauces de la alta Sierra Nevada de California descritas por Clausen (1964). Habeck (1958) estudió las respuestas a tres condiciones de humedad del suelo de plántulas de *Thuja occidentalis* provenientes de semillas recolectadas en sitios típicamente húmedos o pantanosos de tierras bajas y de sitios bien drenados de tierras altas, concluyendo, por las diferencias encontradas en las respuestas, que se trataba de dos ecotipos que crecían simpátricamente, es decir, coexistiendo en la misma área. En un estudio en tres coníferas y dos especies de *Salix*, Clausen (1964) define razas erectas subalpinas y razas horizontales alpinas que crecen aproximadamente entre los 3.000 y los 3.700 metros de altitud. En *Pinus albicaulis* describe cuatro formas de crecimiento, desde una enana achaparrada (elfinwood) hasta una erecta de un solo fuste y pasando por dos formas intermedias; para *Pinus murrayana* y *Tsuga mertensiana* describe tres formas. Clausen (1964) argumenta en el sentido de que las características de distribución de las distintas formas sugieren un cruzamiento libre entre ellas, y que las formas de crecimiento en los árboles son hereditarias y sugieren en estos casos que hay una fuerte presión de selección como respuesta a adaptación a medioambientes diversos en una misma área.

Casos similares al de *Thuja occidentalis* se han encontrado en Chile en la primitiva angiosperma *Drimys winteri* (Millanao, 1984; Hernández, 1992). Esta especie es de muy amplia distribución y crece en ambientes diversos en Chile; para los trabajos citados se identificaron en cada caso dos poblaciones, relativamente próximas.

En la latitud 39°30' sur, una población está situada al borde de terrenos planos muy húmedos, de tipo hualve (Ferriere, 1982), en el Llano Central a 20 metros sobre el nivel del mar, y la otra, en la vertiente occidental de la Cordillera de la Costa a 750 metros sobre el nivel del mar, en condiciones de topografía de cerros y buen drenaje (Figura 1.18).

Entre ambas poblaciones se encontraron diferencias morfológicas muy significativas en cuanto a las hojas, flores y frutos, muchas de las cuales se asocian a diferencias fisiológicas también muy significativas; ellas reflejan la respuesta a una presión de selección determinada por hábitat muy disímiles, a pesar de estar muy próximos (Tabla 1.7). Los valores de potencial osmótico más altos indican una menor hidratación de los tejidos foliares de la población de mayor altitud, lo que está ligado al sitio y a los valores de transpiración y fotosíntesis que parecen señalar un abastecimiento hídrico menor, y a un mayor déficit crítico subletal, que refleja una mayor capacidad de la población de mayor altura para soportar pérdida de agua sin sufrir daños letales. Estas adaptaciones fisiológicas se ven reflejadas en el tamaño de las hojas, que indican menor desarrollo foliar y mayor esclerofilia para las poblaciones de sitios altos bien drenados, lo cual es consistente. Además, estas adaptaciones también se ven reflejadas en el mayor tamaño de las células y mayor grosor consiguiente de las hojas de la población más alta (Figura 1.19) (Millanao, 1984).

Las flores, órganos reproductivos por excelencia, muestran una serie de diferencias muy significativas entre ambas poblaciones, lo que está señalando el carácter genético de las diferencias.

El tamaño de las semillas es muy diferente entre ambas poblaciones, lo que representa

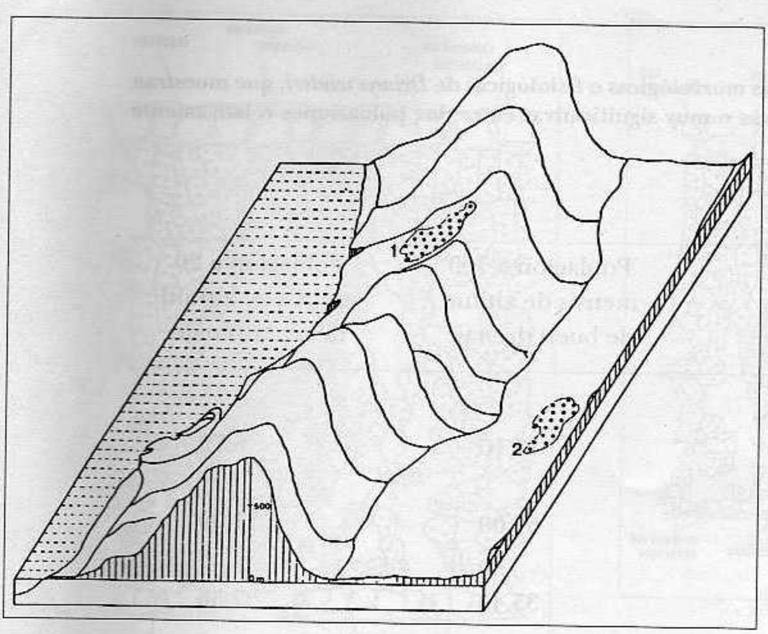


Figura 1.18. – *Esquema de ubicación fisiográfica de las dos poblaciones de* Drimys winteri *señaladas como ecotipos edáficos (Millanao, 1984).*

también un carácter adaptativo relacionado con condiciones de mayor o menor sequedad en el suelo durante el período de germinación y crecimiento de las plántulas (Baker, 1973; Donoso, 1979 a y b). Además, los frutos (bayas) son esencialmente diferentes en las dos poblaciones; los de menor altitud son de menor tamaño y contienen un pigmento azul que da un color típico a la baya, en tanto que los de mayor altitud son más grandes y de color verde blanquecino (Millanao, 1984).

Todas estas diferencias de tipo genecológico están indicando la existencia de dos ecotipos o razas ecológicas muy claras en la especie *Drimys winteri*.

Un caso más notable aún de dos posibles ecotipos ubicados en forma simpátrica, es aquel descrito por Hernández (1992) también para *D. winteri* en los 36°20' lat. sur y 71°22' long. oeste en la Cordillera de los Andes de Parral. En este caso las dos poblaciones se ubican muy próximas, a nivel de los 700 msnm y difieren en algunos niveles de componentes químicos (P, K, Ca y Mg) y de humedad del suelo. Del mismo modo que en el caso del ejemplo anterior, estas diferencias medioambientales se manifiestan en diferencias fisiológicas, como el déficit crítico subletal y la transpiración, como en la vegetación asociada. Sin embargo, las diferencias más espectaculares se encuentran en aspectos morfológicos, como la corteza, tamaño y color de las hojas, presencia o ausencia de sustancias picantes y que aportan color blanquecino a las hojas, número de semillas por kilo (peso y tamaño de las semillas). Esas diferencias hacen aparecer a ambas posibles razas a primera vista, como dos especies diferentes.

Casos similares a los descritos por Clausen (1964) para especies de Sierra Nevada de California han sido descritos para *Nothofagus antarctica* en Chile (Ramírez *et al.*, 1985; Donoso, 1987). Esta especie presenta la mayor amplitud ecológica entre los *Nothofagus* chileno-argentinos, ocupando gran variedad de condiciones medioambientales extremas en una distribución muy discontinua. Sin embargo, el trabajo de Ramírez *et al.* (1985) se concentró en cuatro áreas muy reducidas; una ubicada en la parte alta de la Cordillera de la Costa de Valdivia, en los 40°10' latitud sur aproximadamente, donde se analizaron seis poblaciones de la especie; otra en el Parque Nacional Puyehue, Cordillera de los Andes, en los 40°45' latitud sur aproximadamente, con tres poblaciones; una tercera en Paillaco en el

Tabla 1.7. – Características morfológicas o fisiológicas de *Drimys winteri*, que muestran diferencias significativas o muy significativas entre dos poblaciones relativamente próximas.

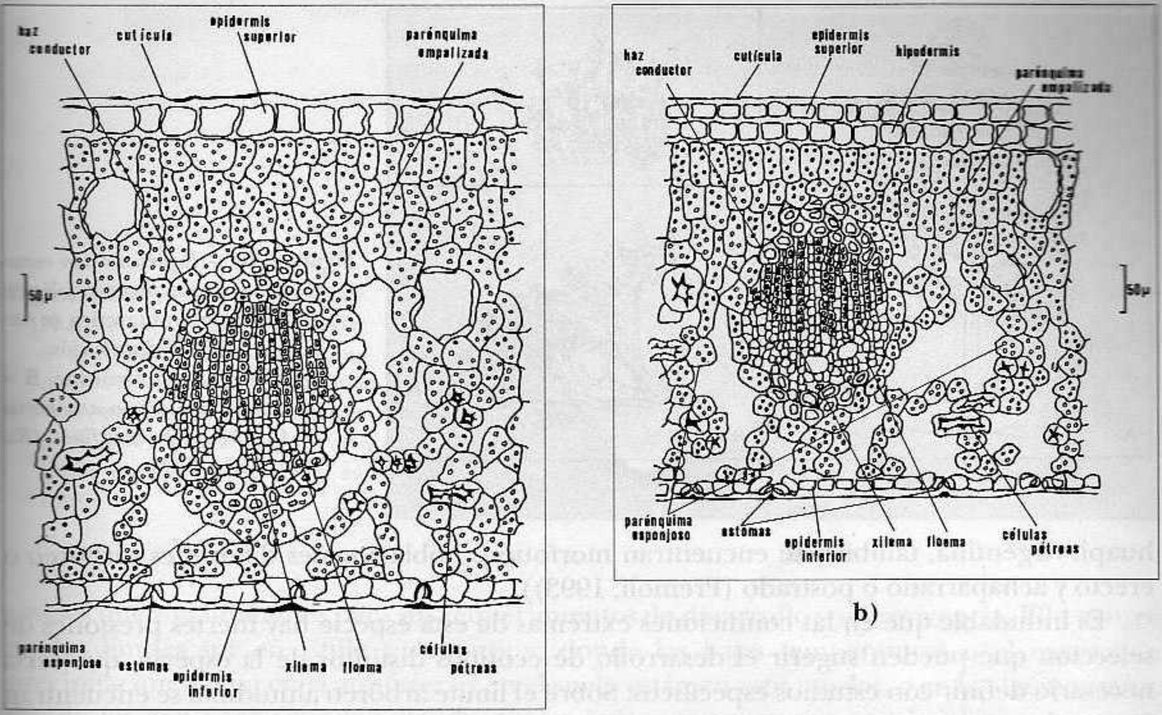
Característica	Población a 700 metros de altitud de buen drenaje	Población a 20 metros de altitud de mal drenaje
Número de pedúnculos por inflorescencia*	12,16	6,73
Número de flores por inflorescencia*	56,00	21,09
Número de estambres por flor*	35,43	27,56
Número de carpelos por flor***	5,88	5,42
Número de semillas por kilogramo*	167.787,84	335.787,96
Desarrollo del área foliar (dm^2/g)*	0,15	0,22
Carácter esclerófilo (g/dm^2)*	2,51	1,34
Largo de la hoja (cm)*	15,23	13,99
Ancho de la hoja (cm)***	4,95	5,12
Relación largo/ancho*	3,06	2,77
Fotosíntesis (mg CO2/dm^2 hoja/h)*	1,54	2,23
Transpiración (mg H_2O/g/min)*	0,73	1,11
Valor osmótico (atm)*	14,78	13,45
Déficit crítico subletal**	37,69	26,34

Fuente: Millanao, 1984.

* p ⟩ 0,001;

** = p ⟩ 0,01;

*** = p ⟩ 0,1


haz conductor
cutícula
epidermis superior
parénquima empalizada
50µ
parénquima esponjoso
estomas
epidermis inferior
xilema
floema
células pétreas
haz conductor
cutícula
epidermis superior
hipodermis
parénquima empalizada
50µ
parénquima esponjoso
estomas
epidermis inferior
xilema
floema
células pétreas

b)

a)

Figura 1.19. – *Anatomía foliar de dos ecotipos de* Drimys winteri *(De Millanao, 1982). a) Piren alto; b) Huape.*

Llano Central en los 40° latitud sur con una población; y, finalmente, una constituida también por una población, en Conguillío, Cordillera de los Andes de Cautín, en los 38°45' latitud sur aproximadamente. Estas once poblaciones, visiblemente diferentes entre sí, se analizaron utilizando varios caracteres morfológicos, poblacionales y edáficos, los cuales, en conjunto con la composición florística de los rodales, fueron sometidos a análisis estadísticos multivariados de conglomerado y de factor. Al cabo de este conjunto de análisis, Ramírez *et al.* (1985) diferencian tres grupos básicos o morfotipos de la especie *Nothofagus antarctica*: uno arborescente, otro arbustivo achaparrado y un tercero camefítico de turbera (Figura 1.20). El morfotipo arborescente se presenta en condiciones óptimas de hábitat, dentro de la rigurosidad ambiental bajo la cual vive la especie, que se caracteriza por amplitudes térmicas diarias y estacionales moderadas e influencia de agua edáfica. Sin embargo, los tres sitios en que se encontró, en el estudio (Conguillío, Paillaco y Puyehue), tienen diferencias climáticas y edáficas consistentes entre sí, de modo que es difícil determinar qué factor conduce al morfotipo descrito en la Figura 1.20 A. Se puede generalizar señalando que este morfotipo arborescente es muy común en los sectores de bolsones de frío en la Cordillera de los Andes y en los ñadis. El morfotipo achaparrado presenta generalmente troncos retorcidos, a veces tendidos y ramificados desde el suelo, con apariencia de "krummholz"; se presentan en condiciones muy rigurosas pero variables, siendo probablemente propios de una serie de situaciones edáficas o climáticas que fluctúan entre los extremos arborescente y camefítico. En el morfotipo camefítico son de tamaño muy reducido, con las ramas mayores secas y no poseen reproducción sexual; se ubican en condiciones extremas de humedad del suelo y alto contenido de materia orgánica, es decir, en turberas. En Nahuel-

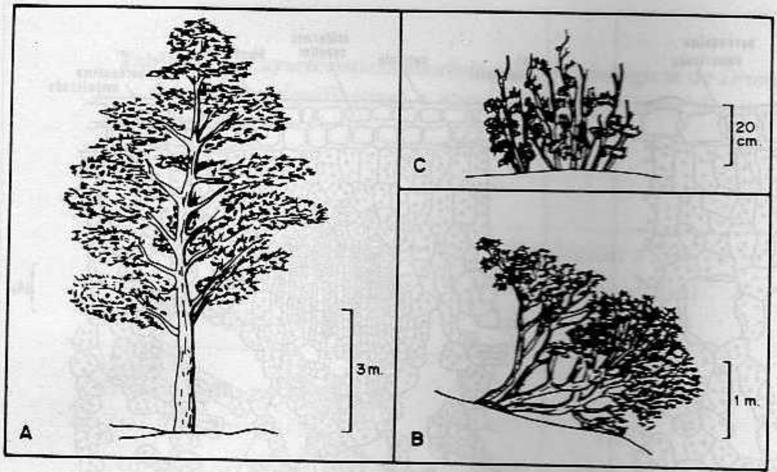


Figura 1.20. – *Representación esquemática de los tres tipos morfológicos de* Nothofagus antarctica *en parte de su rango de distribución.* A = *Morfotipo arborescente.* B = *Morfotipo arbustivo o achaparrado.* C = *Morfotipo camefítico. (Ramírez et al., 1985).*

huapi, Argentina, también se encuentran morfotipos poblacionales diferentes (arbóreo o erecto y achaparrado o postrado (Premoli, 1993)).

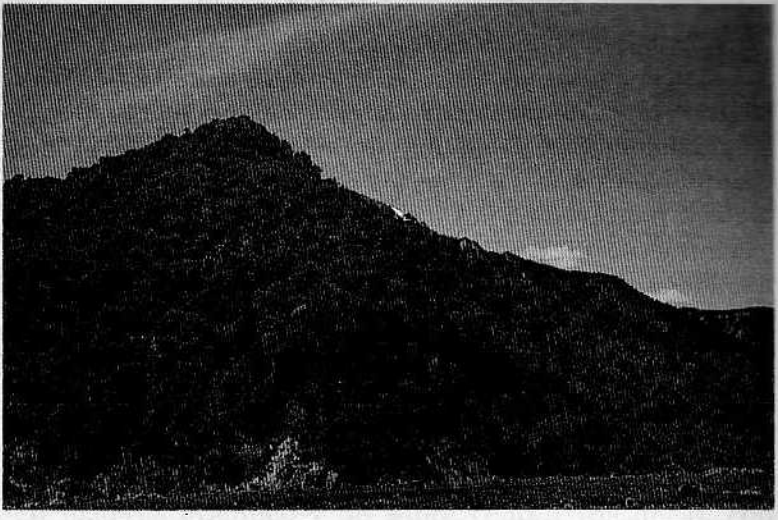
Es indudable que en las condiciones extremas de esta especie hay fuertes presiones de selección que pueden sugerir el desarrollo de ecotipos distintos de la especie, que sería necesario definir con estudios específicos. Sobre el límite arbóreo altitudinal se encuentran formas erectas y postradas que crecen juntas. Wardle (1974) sugiere que podrían ser genéticamente diferentes y señala que sólo la forma erecta produce semillas viables. De acuerdo con Wardle (1971), de la experiencia de plantación al nivel del mar realizada con plántulas de *N. antarctica* obtenidas en el límite altitudinal arbóreo de los Andes, se concluye que se trataría de una raza ecológica o ecotipo achaparrado, puesto que a nivel del mar crecieron con esa forma. Es posible también que en la amplísima distribución de la especie, se encuentren otros ecotipos, como por ejemplo en los límites de la vegetación arbórea en el extremo norte donde se observan masas de *Nothofagus antarctica* en condiciones pedregosas de suelo y bajo extremos de temperatura y viento, que ya no tienen apariencia de caméfitos sino de pastos.

6. **Poblaciones marginales**

Una situación muy interesante, determinante de variación en las poblaciones de una especie, es la marginalidad. Este tema es muy bien analizado en un subcapítulo de su obra por Stern y Roche (1974) y, dada la importancia que puede tener en la vegetación chilena donde, debido a las condiciones geográficas, topográficas y climáticas del territorio, las poblaciones marginales son comunes e importantes, se discute aquí sobre la base del trabajo de Stern y Roche (1974), pero mirando hacia las características de la vegetación y medioambiente chilenos.

Se llama poblaciones marginales de una especie a aquellas que habitan en el borde o área circundante de su rango de distribución. En estas áreas que circundan al rango de distribución generalmente las condiciones a que están expuestas las especies son diferentes a aquellas que existen en el centro de su distribución. Las especies tienen un rango de tolerancia o amplitud fisiológica y una amplitud ecológica (Figura 7), en función de las cuales se distribuyen en gradientes de los factores medioambientales. En los extremos de sus rangos de tolerancia las especies se encuentran con los factores del medioambiente en

Figura 1.21. – *Bosquete aislado de* Fitzroya cupressoides, *inserto en el tipo forestal siempreverde, que constituye una poblacion marginal de la especie, en la Cordillera Andina de la X Región de Chile. (Fotografía tomada por el autor en 1986).*



niveles que son limitantes para sus requerimientos de desarrollo y sobrevivencia. Ello ocurre en los límites sur en Chile y Argentina, donde las bajas temperaturas o el exceso de precipitación y agua en la atmósfera y en el suelo están en esos niveles; o en la alta montaña, donde las restricciones están dadas por las bajas temperaturas, por la nieve y la sequía fisiológica, o por las características del suelo; o en los límites norte de distribución de algunas especies, o en los límites este hacia la pampa en Argentina, en las zonas áridas o semiáridas, donde los factores limitantes están dados por la sequedad o las altas temperaturas.

También se pueden encontrar poblaciones marginales como consecuencia de límites en los rangos de distribución dados por barreras geográficas o por superioridad, o mayor habilidad, competitiva, de otras especies, en sitios donde la especie podría sobrevivir y desarrollarse normalmente sin tal competencia. Stern y Roche (1974) ejemplifican esta última situación con la distribución de dos especies de Coníferas en la Sierra Nevada de California. Aquí *Pinus ponderosa* y *Pinus jefreyii* están limitados en su distribución en los sectores más altos por las bajas temperaturas, mientras que hacia las áreas bajas *Pinus ponderosa* se ve limitado por el exceso de humedad y *Pinus jefreyii* por la competencia con *Pinus ponderosa* (Haller, 1959). Una situación similar a ésta se da en Chile en los bosques de *Fitzroya cupressoides,* en las áreas bajas donde las mejores condiciones de sitio favorecen el rápido crecimiento y mayor agresividad de especies latifoliadas, en especial *Nothofagus nitida, Drimys winteri, Weinmannia trichosperma* y *Laurelia philippiana,* cuya mayor habilidad competitiva inhibe la germinación y establecimiento de *Fitzroya cupressoides,* que logra sólo mantenerse con dificultades en el área, como individuos aislados o en pequeños bosquetes (Figura 1.21). (Donoso *et al.,* 1990a).

Desde el punto de vista adaptativo, las poblaciones marginales se caracterizan por estar sometidas a altas intensidades de selección. En las altas elevaciones de la Cordillera de los Andes o en el extremo sur del continente, como las regiones de Tierra del Fuego, Navarino o las islas del Cabo de Hornos, la intensidad de selección se produce principalmente por adaptación a los extremos de bajas temperaturas en el invierno, a la sequía fisiológica derivada de ellas y del congelamiento del suelo, y a la estación de crecimiento muy corta y diferente fotoperíodo. En estas poblaciones prevalece la selección direccional cuyo objetivo es la cada vez mejor adaptación a las condiciones extremas (Figura 1.10), al contrario de las poblaciones centrales donde predominan las selecciones estabilizadora y diversificadora; en consecuencia, los inmigrantes desde las poblaciones centrales hacia los extremos poseerán menor adaptabilidad a esas condiciones y no sobrevivirán.

Por el contrario, cerca de los límites latitudinales o altitudinales de la distribución de algunas especies que desarrollan poblaciones marginales, la competencia con otras especies generalmente carece de importancia o disminuye respecto de poblaciones más centrales porque son pocas las especies capaces de adaptarse a las condiciones rigurosas de esos límites; por la misma razón pocos individuos de la población logran sobrevivir; la competencia intraespecífica es baja y, por consiguiente, la densidad de esas poblaciones marginales es también baja. A menudo las poblaciones marginales se desarrollan aisladas, a cierta distancia de la parte principal o masiva de la distribución de la especie, constituyendo poblaciones de pequeño tamaño, del tipo islas de vegetación o bosquetes, que se separan por razones de distancia y aislamiento de sitios con características ecológicas tales que han permitido el desarrollo de las poblaciones marginales (Figura 1.22 y ver Figura 1.24).

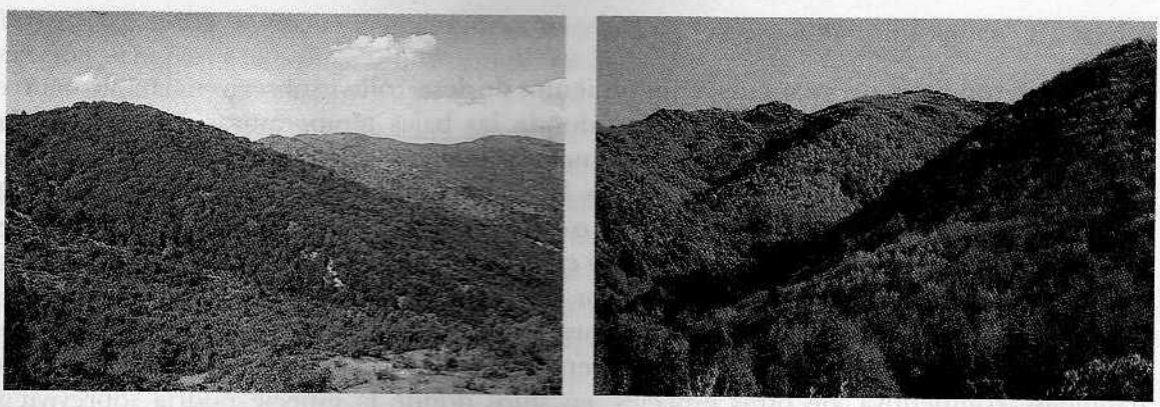


Figura 1.22. – *Bosquetes de* N. obliqua *en su límite septentrional, que constituyen poblaciones marginales en a) cerro El Roble, en la Cordillera de la Costa, y b) Sierras de Bellavista, en la Cordillera Andina de Colchagua. Fotos tomadas por. a) F. Schlegel en 1966 y b) el autor en 1976.*

En las condiciones de poblaciones marginales aisladas en bosquetes se produce una fuerte selección direccional, derivada de las condiciones medioambientales extremas, y deriva genética, producto del establecimiento de individuos adaptados de la especie y del pequeño tamaño de la población. La consecuencia de estos efectos es una reducción drástica de la variación genética dentro de estas poblaciones (Stern y Roche, 1974). En las especies forestales faltan investigaciones en este campo, pero existen observaciones que señalan que en poblaciones marginales en diferentes lugares del mundo, pero sometidas a estas condiciones restrictivas, se produce una evidente convergencia de caracteres, como la que se aprecia en las coníferas de alta montaña de América del Norte y de la Cordillera de los Andes meridional de América del Sur, y que estas poblaciones marginales forestales son más homogéneas dentro de ellas mismas que aquellas poblaciones centrales de la especie. Esta última característica parece, a juicio del autor, ser muy clara en las poblaciones de altura y los bosquetes septentrionales de *Nothofagus obliqua,* al comparar varias de sus características como resinosidad de las hojas y yemas, tipo de corteza, tamaño de cúpulas y semillas, bordes y tamaño de las hojas, con aquellas de las poblaciones más centrales o de menor altitud (Donoso, 1975b). Es importante señalar que la homogeneidad ocurre dentro de cada población, pero la varianza entre poblaciones marginales distintas puede ser muy alta; en cambio, en las poblaciones del centro ocurre lo contrario.

El aislamiento de estas poblaciones y su limitación en sitios con características específicas dan pie a un buen punto de partida para la formación de nuevas especies, lo que indica que frecuentemente, en el proceso de evolución, podrán constituir inicialmente razas o ecotipos. En el rango ecuatorial de la distribución de muchas especies ha habido una tendencia hacia la aridez del clima durante el Pleistoceno que dejó a muchas poblaciones marginales separadas de su área principal (Raven, 1964). Pueden catalogarse como de este tipo los bosquetes de *Aextoxicon punctatum* que viven de la neblina en la zona semiárida de Chile (Kumerow, 1960, 1962) o los de *Nothofagus obliqua* ya señalados. Estas poblaciones con frecuencia ocupan suelos diferentes de los que posee la especie en su distribución normal y, más aún, los requerimientos de suelos suelen ser opuestos a los que tienen en ellas (Piggot and Walters, 1954; Major and Bamberg, 1963). Por lo menos, los suelos ocupados por las poblaciones marginales de *Nothofagus obliqua* en la Cordillera de los Andes y en la de la Costa son diferentes, desarrollados en material granítico y no sobre cenizas volcánicas, con respecto a los de las poblaciones centrales (Donoso, 1975 a y b). Estas poblaciones marginales que crecen en sustratos distintos, bajo fuerte presión selectiva y con pequeños tamaños, casi inevitablemente tienden a formar ecotipos que son muy susceptibles a experimentar fenómenos catastróficos que las destruyen y hacen muy difícil y selectiva su repoblación por la misma especie (Raven, 1964; Stern y Roche, 1974). Estas poblaciones que emigran a nuevas áreas se hacen cada vez más distintas, especialmente si se desarrollan barreras geográficas que dan origen a poblaciones alopátricas, las cuales pueden constituir la base de una nueva especie, como podría ser la situación de las poblaciones septentrionales de *Nothofagus obliqua* conocidas como "variación macrocarpa" por la literatura biosistemática y definidas como el extremo de una ecocline o como un potencial ecotipo por Donoso (1979 a y b).

7. Generalizaciones sobre diferenciación genecológica

Se ha podido comprobar en lo precedentemente escrito que para interpretar la variación que se produce en las especies forestales se requiere una buena base de conocimientos referidos a los factores del medioambiente y a cómo ellos actúan sobre las especies determinando sus necesidades de adaptación a los cambios en dichos factores y sus respuestas a la acción de la selección; se necesita también tener algún grado de comprensión de los sistemas genéticos de las especies y de cómo operan ellos en cuanto a los procesos de adaptación y selección y, por tanto, a la variación. También es importante establecer la diferencia que existe entre la variación debida a plasticidad del fenotipo y aquella de la que se trata en esta parte, la diferenciación genecológica, y de la cual se pueden desprender algunas generalizaciones. Éstas se basarán en aquellas obtenidas por Heslop - Harrison (1964), Spurr y Barnes (1980) y, Pauley y Perry (1954), en lo que se refiere a la diferenciación genecológica en relación con el fotoperíodo y, por el autor en función de su propia experiencia en Chile.

1. La distribución geográfica total o rango de distribución geográfica de una especie, es el primer factor determinante del tipo de diferenciación genecológica que ella puede presentar. Especies que tienen una amplia distribución geográfica estarán naturalmente más expuestas a encontrarse con variaciones en el medioambiente, a las cuales la especie deberá adaptarse mediante mecanismos de plasticidad o diferenciación genecológica. Si el área de distribución es continua a lo largo de un extenso rango geográfico, lo más probable

es que se encuentre una variación de tipo clinal en la especie; en cambio, si el rango no es continuo y la especie presenta poblaciones geográficamente separadas, existirá una mayor probabilidad que se encuentren razas geográficas o ecotipos regionales.

2. El segundo factor que define el tipo de diferenciación genecológica de una especie, es su tipo de distribución o distribución ecológica. Si una especie crece en un tipo de hábitat que se desarrolla a lo largo de un gradiente en forma más o menos continua, tenderá a presentar una variación clinal si ocupa un rango lo suficientemente extenso. Si la especie se adapta a crecer en hábitat diferentes que se ubican en forma discreta en su área de distribución, será muy probable encontrar razas ecológicas o ecotipos contiguos, con distribución en mosaico.

3. El tercer factor determinante del tipo de diferenciación genecológica, que se encuentra implícito en los otros dos factores, es la forma de variación de los factores medioambientales. La variación de los factores climáticos tiende a ser continua y a determinar ecoclines a lo largo de gradientes latitudinales o altitudinales; pero, variaciones topográficas, como cumbres aisladas y hondonadas en las montañas, son causantes de discontinuidades abruptas en dichos factores, y pueden determinar el desarrollo de ecotipos. Más frecuente es que los factores del sustrato, geológicos o edáficos, presenten discontinuidades y den origen a ecotipos o razas diferentes.

4. Las especies forestales que poseen amplios rangos de distribución tienden a presentar sistemas combinados de variación continua y discontinua, especialmente cuando los factores medioambientales y la topografía presentan variaciones del mismo tipo.

a) En una especie de amplia distribución se puede presentar una variación clinal a lo largo de un gradiente latitudinal. Sin embargo, dentro de esa variación clinal pueden presentarse clines altitudinales en diferentes latitudes, como ocurre en *Nothofagus obliqua.* (Donoso, 1979 a y b).

b) La variación clinal puede darse para determinados caracteres de la especie y no para otros. Mientras en algunos caracteres se puede encontrar variación clinal, es posible que se encuentre variación discontinua o ecotípica para otros, de tal modo que éstos constituirán ecotipos o razas locales dentro de un gran ecocline. Es posible también este tipo de situación en *Nothofagus obliqua* (Donoso, 1979 a y b).

c) Del mismo modo, dentro de un gran ecotipo o raza geográfica de una especie es posible encontrar ecoclines adaptados, por ejemplo, a un gradiente altitudinal dentro del área de distribución del ecotipo. Ese es el caso del ecocline presentado en un gradiente altitudinal del ecotipo o raza geográfica de California de *Pinus ponderosa* (Callahan y Liddicoet, 1961) dentro del gran sistema de cinco ecotipos geográficos que fuera posteriormente descrito por Wells (1964).

d) Un gran ecotipo o raza geográfica puede estar compuesto por un sistema de ecotipos locales o razas ecológicas, lo que más bien puede interpretarse como un sistema de clasificación jerárquica, que puede ser sólo convencional.

e) Lo mismo es válido para un gran ecocline con un sistema de ecoclines locales como los ya señalados y ejemplificados con el caso de *Nothofagus obliqua.*

f) La variación clinal en una especie de amplia distribución puede darse como adaptación a diferentes factores del medioambiente que varían gradualmente en diferentes sentidos, de tal modo que es posible encontrar situaciones en que un ecocline de la especie adaptativo para un factor, sea intersectado por otro ecocline, adaptativo para otro factor, ubicado en un gradiente que se cruza con el del primero.

5. De lo señalado en el punto 4 se deduce que los resultados de cualquier estudio genecológico tenderán a estar relacionados con la escala en la cual se diseña y se realiza. Así,

por ejemplo, el estudio de diferenciación genecológica en *Nothofagus obliqua* (Donoso, 1979 a y b) se concibió sobre la base de su distribución a lo largo del gradiente latitudinal de la especie y del gradiente altitudinal en dos áreas; pero no se consideró la posibilidad de desarrollo de ecotipos en poblaciones marginales en los límites altitudinales y septentrionales ni los caracteres que podían experimentar variación adaptativa en esos probables ecotipos. Por otro lado, los estudios realizados en *Drimys winteri* (Millanao, 1982; Hernández, 1992), se han concebido y realizado en una pequeña escala, pretendiéndose encontrar ecotipos edáficos o razas ecológicas dentro de una distribución en mosaico en un área reducida dentro de la gran superficie y enorme variación medioambiental que ocupa la especie. También es importante la intensidad de muestreo; por ejemplo, en el caso de una especie de amplia distribución, si se toman pocos puntos en un gradiente es posible que se enmascare una distribución clinal y se encuentre una errada variación ecotípica.

6. De lo anterior se desprende que gran parte de los probables patrones de diferenciación genecológica en una especie se pueden deducir de las características de su distribución geográfica y ecológica, así como de la forma de variación medioambiental ligada a ellos y, que la escala y forma de muestreo son esenciales para concluir en forma correcta el patrón de variación. Además, es de fundamental importancia conocer la biología de la especie; la variación clinal será más común en las especies forestales de amplia distribución porque normalmente ellas poseen polinización cruzada con un alto grado de recombinación; los individuos son de larga vida; la dispersión de semillas es anemófila y la producción de plantas es elevada, al mismo tiempo que la mortalidad también lo es, lo que favorece una fuerte presión de selección; y, finalmente, las especies forestales adultas tienen mayor tolerancia fisiológica a los cambios medioambientales. Por el contrario, la variación ecotípica se ve favorecida por la endogamia o autopolinización, con bajo grado de recombinación genética, por la corta vida de las especies y poca estabilidad del hábitat y de las comunidades, todo lo cual se da especialmente en especies herbáceas.

7. El conocimiento de los patrones de variación de una especie tiene mucho valor en silvicultura, particularmente como base importante para las fuentes de recolección de semillas en programas de plantación y de introducción de especies y, también para el desarrollo correcto de programas de mejoramiento genético. En cuanto a estas consideraciones silviculturales, resulta muy interesante transcribir aquí algunas generalizaciones prácticas referidas a la respuesta al fotoperíodo en las especies forestales, obtenidas por Pauley y Perry (1954) en un trabajo genecológico realizado con especies del género *Populus*, y en especial con *Populus trichocarpa* y *Populus deltoides*.

a) La utilización de semillas de razas de día largo del sur (en el hemisferio sur), para ser plantadas en latitudes del norte del mismo hemisferio, de larga estación de crecimiento, conducirán a un cese temprano del crecimiento estacional y el consiguiente enanismo. Evidentemente esas fuentes de semillas no deben considerarse para plantaciones de producción maderera. Por otro lado, esas fuentes de semillas pueden resultar convenientes para el establecimiento de bosques de protección en hábitat de estación de crecimiento corta en las partes altas de la Cordillera en las latitudes sureñas. Además, el pequeño incremento anual de las razas sureñas cuando crecen en un medioambiente de día corto puede ser útil para usos de tipo horticultural. (Hablar de razas sureñas en este caso implica procedencias de regiones del sur donde la extrema latitud significa restricciones medioambientales para el crecimiento).

b) Las semillas provenientes de ecotipos nativos de áreas de estación corta de crecimiento, como hábitat de altura de las montañas en las bajas latitudes pueden producir plantas que reaccionen de una manera similar a aquellas de días largos del sur y deberán entonces ser evitadas como fuentes de semillas para plantaciones forestales en la misma latitud o en latitudes más septentrionales. Sin embargo, esas mismas procedencias pueden ser muy deseables para introducción en ciertos medioambientes de día largo en latitudes meridionales que tengan estaciones de crecimiento adecuadamente largas.

c) Los ecotipos nativos de hábitat de estación de crecimiento larga en cualquier latitud se les deberá evitar como fuentes de semillas para hábitat de estación corta en la misma latitud, debido a su susceptibilidad al daño de heladas tempranas de otoño. Por la misma razón, tales fuentes de semilla no pueden ser llevadas exitosamente hacia el sur en un medioambiente de día largo.

Sin duda, como lo señalan Pauley y Perry (1954), al elegir fuentes de semillas adecuadas para la introducción de una especie en otro medioambiente, deben analizarse también otros factores medioambientales, así como características de la especie. Por ejemplo, es indudable que, independientemente del fotoperíodo, las características edáficas y condiciones especiales de baja o alta temperatura y de sequedad o humedad local, así como la posibilidad de ataques de enfermedades o plagas, son de importancia esencial para la sobrevivencia y desarrollo de la especie introducida.

Estas consideraciones relacionadas con el fotoperíodo permiten vislumbrar que los ecotipos locales, que se recomiendan normalmente como procedencia para un área específica, no necesariamente exhiben el crecimiento óptimo (Daniel *et al.*, 1981), sino que más bien son los ecotipos o procedencias, de la parte más templada del rango de distribución, los que deben ser preferidos. Es posible que el clima haya cambiado más rápido que la capacidad para adaptarse de la procedencia o, con mayor probabilidad, que la procedencia local se haya adaptado para sobrevivir frente a factores limitantes del medioambiente en que se encuentra, aunque disminuyendo su tasa de crecimiento. En cualquier caso, esto se deberá probar mediante los ensayos de procedencias correspondientes (Daniel *et al.*, 1981).

8. **Hibridación e introgresión**

La hibridación o cruzamiento entre dos individuos genéticamente distintos es muy frecuente. Si lo es la hibridación interespecífica (Stebbins, 1950), con mayor razón tiene que serlo entre razas u otras categorías de una especie. La frecuencia de la hibridación interespecífica se demuestra a través de numerosos trabajos en diferentes familias y géneros de especies forestales, como en las Pináceas (Mirov, 1967), *Quercus* (Stebbins, 1947; Muller, 1952), *Nothofagus* en Nueva Zelanda (Poole, 1951, 1964), *Nothofagus* en Chile (Donoso y Landrum, 1976, 1979; Donoso y Atienza, 1983, 1984; Donoso *et al.*, 1990a). Desde el punto de vista ecológico, la hibridación tiene importancia en cuanto contribuye considerablemente a la modificación de las formas de variación (Stebbins, 1950).

La relativa facilidad para hibridizar entre especies diferentes que es propia de las plantas y, en especial, de los árboles forestales, se debe a que no poseen mecanismos eficientes de aislamiento como los animales, a su gran longevidad y eficientes métodos de reproducción sexual. La hibridación es un fenómeno no sólo exclusivo de dos especies distintas, sino que se produce también y más fácilmente entre ecotipos o razas diferentes, especialmente cuando dos razas o ecotipos, que ocupan distintos nichos ecológicos, se ponen en contacto. Las consecuencias para la evolución de las especies que puede tener esta hibridación, dependen de las condiciones en las cuales se realiza (Stebbins, 1950). Si las dos razas ocupan establemente y por largo tiempo sus nichos ecológicos, es probable que representen genotipos muy adaptados a ellos y las recombinaciones genéticas nuevas sean menos adecuadas para los medioambientes y no tengan éxito. Pero si la hibridación se produce en hábitat inestables, con un medioambiente cambiante y se forma una cantidad apreciable de híbridos, algunos de ellos y de las futuras generaciones podrán adaptarse mejor que las razas parentales a los nuevos medioambientes. Los híbridos entre dos especies distintas se producen con mayor dificultad que entre dos ecotipos, pero ello depende de las barreras de aislamiento reproductivo que se hayan desarrollado (Stebbins, 1950). Si las barreras son puramente de aislamiento ecológico, estacional o mecánico, la generación F1 es totalmente fértil y no es diferente a los híbridos entre ecotipos. Esta situación se presenta en muchos géneros de especies forestales y es el caso del híbrido *Nothofagus glauca X, Nothofagus obliqua,* más conocido como *Nothofagus leoni,* que produce un porcentaje relativamente alto de semillas fértiles (Tabla 1.8) (Donoso, 1975c). Sin embargo, lo más común es que exista un cierto grado de esterilidad y debilidad híbrida que disminuye la capacidad reproductiva de la generación F1.

Para que se produzca hibridación entre dos especies diferentes deben, normalmente, cumplirse algunos requisitos: debe existir compatibilidad genética entre las dos especies, lo que significa que las barreras de aislamiento genético deben ser sólo de tipo ecológico, estacional o mecánico; debe producirse traslapo en las fechas de floración de ambas especies, por lo menos en ciertos sectores del área común (Stern y Roche, 1974); debe existir contigüidad o, incluso, traslapo de los rangos de distribución de las dos especies; debe haber condiciones de sitio adecuadas para la progenie (Muller, 1952).

Entre los factores del sitio se encuentran aquellos propios del clima. Con frecuencia, especies genéticamente compatibles poseen requerimientos climáticos muy diferentes que pueden minimizar los efectos de la hibridación restringiendo el grado de traslapo de los rangos de distribución de las especies parentales. También es común que las especies parentales difieran fuertemente en sus requerimientos de suelo, en cuyo caso los híbridos sólo sobreviven en hábitat intermedios, que pueden estar formados por una mezcla de los dos tipos de suelos (Anderson, 1948; Muller, 1952). Debido entonces a las características ecológicas de las especies, las condiciones favorables para el cruzamiento a menudo existen solamente en ciertas áreas de sus rangos de distribución. Ejemplos de esto último son numerosos en especies del género *Quercus* en el hemisferio norte; *Quercus havardi* habita en suelos arenosos profundos en las Grandes Llanuras de Estados Unidos y se pone en contacto con *Quercus stellata,* propia de medios arcilloso-pedregosos o arcilloso-arenosos, en un área muy limitada en el extremo oeste del rango de esta última especie, y en ese punto ellas hibridizan; *Quercus margaretta,* también propio de suelos arenosos profundos hibridiza con *Quercus stellata,* pero los híbridos se encuentran sólo en los sitios donde existen suelos intermedios entre aquellos de los dos padres (Muller, 1952).

El caso del híbrido *Nothofagus leoni,* entre *Nothofagus glauca* y *Nothofagus obliqua,* en Chile, es también un ejemplo de estas condiciones especiales para la hibridación (Donoso y Landrum, 1979). *Nothofagus obliqua* posee una distribución bastante amplia entre Chile y Argentina (Donoso, 1975a, 1987b, Tortorelli, 1956) y *Nothofagus glauca* ocupa un rango mucho más estrecho sólo en la zona mediterránea de Chile (Donoso, 1975a, 1982). En esta última región, ambas especies son alopátricas regionalmente, pero poseen hábitat diferentes en cuanto a características del suelo y del microclima. *Nothofagus glauca* se desarrolla preferentemente en exposiciones cálidas y con pendientes fuertes, con poco desarrollo del suelo y bastante pedregosidad, en suelos graníticos en la Cordillera de los Andes y metamórficos en la de la Costa. *Nothofagus obliqua* lo hace preferentemente en suelos profundos, con influencia de cenizas volcánicas en la Cordillera de los Andes y también cerca de las quebradas y lagunas y en las exposiciones sur, donde hay más humedad en el suelo y

Tabla 1.8. Capacidades germinativas (%) del híbrido *Nothofagus leoni* y de las especies parentales *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus glauca*. Los ensayos se realizaron con semillas sometidas a prueba de flotación, que entregó alrededor de un 50% de semillas viables. Con ellas se realizó una estratificación en arena húmeda durante 35, 60 y 45 días *(N. glauca, N. obliqua, N. leoni)* y en ensayo de germinación en Germinadora Jacobsen con 25°C durante 8 horas y 20° durante 16 horas.

Especie	Procedencia	Pretratamiento	Condiciones ensayo de germinación	% de germinación
N. glauca	Empedrado	Estratificación en arena húmeda a 35°C - 2°C durante 45 días	Germinadora cerrada con tapa de vidrio, humedad permanente	92
N. glauca	Bullileo	Estratificación en arena húmeda a 4°C - 1°C durante 35 días	Germinadora Jacobsen con 25°C durante 8 horas y 20°C durante 16 horas	98
N. obliqua	Bullileo	Estratificación en arena húmeda a 4°C durante 60 días	Germinadora Jacobsen con 25°C durante 8 horas y 20°C durante 16 horas	59
N. leoni	Bullileo	Estratificación en arena húmeda a 4°C - 2°C durante 35 días	Estufa a 25°C en placas Petri con papel filtro abajo y cubriendo las semillas	81,8

Fuente: Donoso (1975c).

* Ensayos diseñados con semillas hundidas.

menores temperaturas y donde se produce más acumulación de materia orgánica (Donoso, 1972; Donoso y Landrum, 1979 a y b). Los individuos híbridos, es decir *Nothofagus leoni,* se ubican siempre en las áreas de contacto de las dos especies parentales, donde las condiciones de sitio son intermedias (Figura 1.23).

La generación F1, producto del cruzamiento entre dos especies es generalmente muy homogénea, en el sentido que individuos híbridos son mucho más parecidos entre sí que los propios individuos de cada una de las especies parentales entre sí. Sin embargo, la descendencia propia de la generación F2 y siguientes son muy variables, debido a segregación mendeliana, e incluso se presentan individuos con características totalmente nuevas (Stebbins, 1950).

Volviendo al caso del híbrido *Nothofagus glauca X Nothofagus obliqua,* se piensa que los individuos que se distinguen como *Nothofagus leoni* en el terreno, justamente porque tienen características muy homogéneas, particularmente en los elementos sexuales, cúpula y nueces, pero también en hojas y corteza, que los hacen muy distinguibles, pertenecen a la generación F1. Mientras que los descendientes de esta generación, es decir, las plántulas provenientes de semillas de *Nothofagus leoni,* que correspondería a la generación F2, presentan una consistente variabilidad de caracteres fácilmente medibles y que son de valor adaptativo para las especies en condiciones mediterráneas, como la presencia o longitud, si

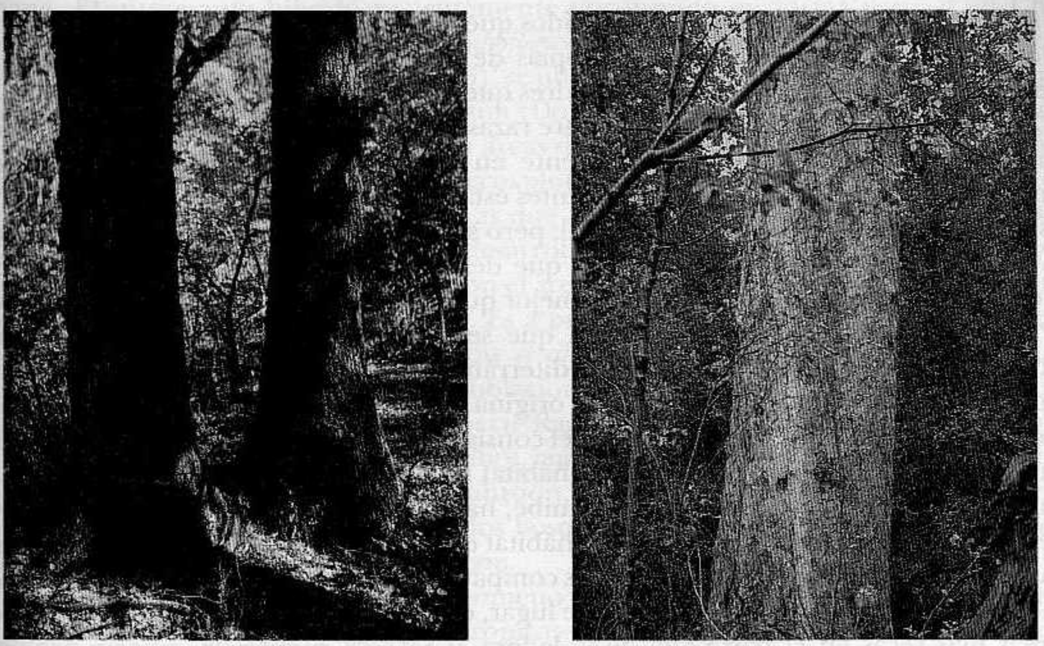
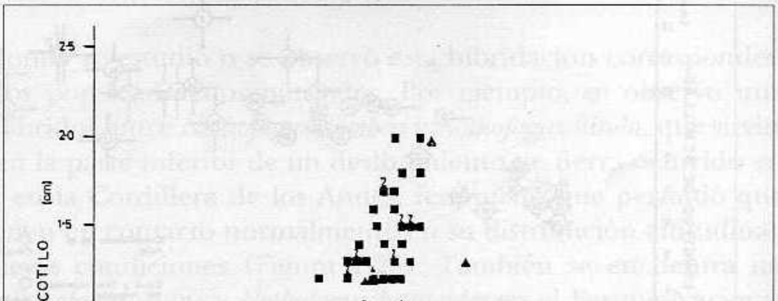


Figura 1.23. – a) Nothofagus obliqua *y* N. glauca *en áreas de contacto o ecotonos entre las poblaciones de ambas especies a los 1.200 m de altitud en la Cordillera Andina de Parral*; b) *El híbrido* N. leoni *que se desarrolló justamente en esos entornos. (Fotografías tomadas por el autor en 1972).*

está presente, del hipocótilo, el ancho de los cotiledones y la rugosidad de las hojas (Figura 1.24). (Donoso y Landrum, 1979).

A pesar de que la generación F_2 representa una enorme cantidad de tipos de recombinación de caracteres, ellos son sólo una muestra de las recombinaciones posibles de características fenotípicas de los padres (Stebbins, 1950). Los híbridos interespecíficos que se producen en la naturaleza tienen muchas más posibilidades de producir descendencia a partir del polen de las especies parentales que los rodean en abundante cantidad que del escaso y poco viable polen de los pocos y dispersos híbridos que pueden estar presentes. De

Figura 1.24. – *Diagrama pictórico para 64 plántulas de cada especie:* Nothofagus glauca *(círculo),* Nothofagus obliqua *(cuadrado) y* Nothofagus leoni, *híbrido (triángulo). Los símbolos negros significan hojas de textura suave, los blancos, rugosa o áspera. (Donoso y Landrum, 1979).*



aquí se desprende que muchos de los híbridos que se observan en terreno, particularmente si ellos difieren de las características propias de la generación F₂, es más probable que representen retrocruzamientos con los padres que individuos híbridos propiamente F₂.

Como se indicó para la hibridación entre razas o ecotipos, la hibridación interespecífica naturalmente depende del medio ambiente en que se produce. La hibridación entre especies bien adaptadas y en medio ambientes estables, no tendrá mayor significación para las especies, o podrá ser incluso perjudicial; pero si se produce en condiciones de alteraciones y rápidos cambios medioambientales que desarrollan nuevos hábitat, muchos de los híbridos sobrevivirán y podrán adaptarse mejor que los padres a las nuevas condiciones.

Parece claro que ésta es la situación que se produce en la Laguna Amargo, en la Cordillera de los Andes de la Región Mediterránea de Chile, la que fue obstruida en su desembocadura por un derrumbe, lo que origina un aumento del nivel del agua de varios metros en las orillas durante el invierno, y el consiguiente descenso y desecamiento durante el verano. Esto ha producido sin duda un hábitat fluctuante con distintas características de las que poseían las riberas antes del derrumbe, hábitat que, siguiendo a Anderson (1948), correspondería a un *hábitat híbrido.* En ese hábitat diferente y fluctuante muchas especies no logran sobrevivir y si hay un par de especies compatibles, sus híbridos pueden lograr hacerlo en mejores condiciones. Un híbrido en ese lugar, descrito entre *Sophora macrocarpa,* especie de áreas más secas en la parte alta de la ladera, y *Sophora microphylla,* especie propia de condiciones húmedas, cumple con ello (Donoso, 1975c) (Figura 1.25); lo mismo ocurre con un híbrido entre las especies *Myrceugenia exsucca* y *Myrceugenia lanceolata* (Landrum, 1975).

Gran parte, si no la mayoría, de los ejemplos de hibridación que se encuentran en el mundo vegetal se asocian con hábitat alterados y con nuevas áreas abiertas para la actividad

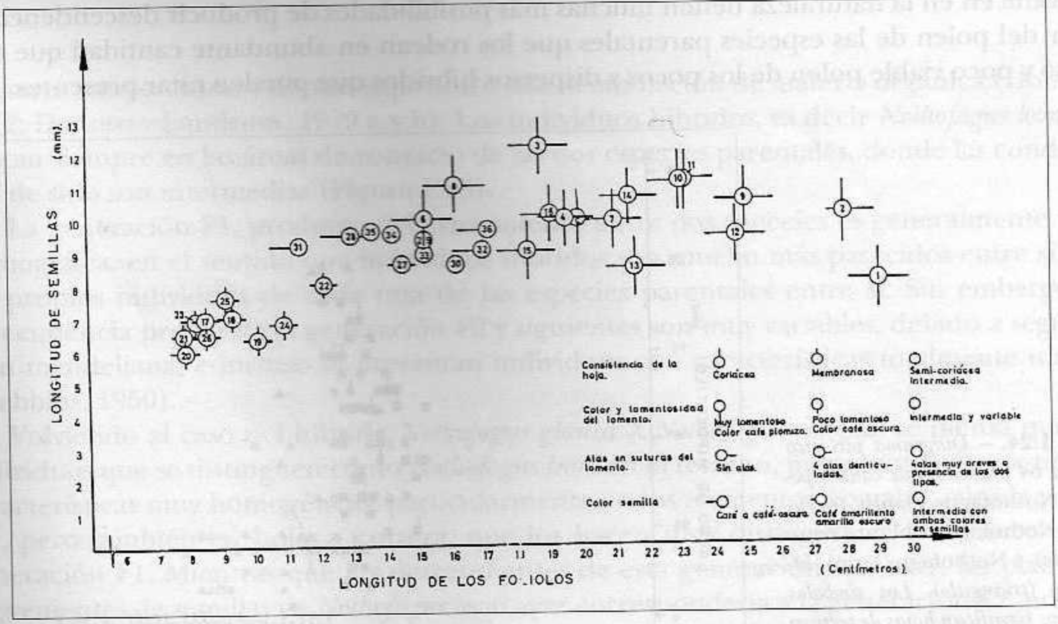


Figura 1.25. – Diagrama de dispersión de característica de 36 ejemplares de Sophora macrocarpa, Sophora michrophylla y un supuesto híbrido (Donoso, 1975c).

humana. El interesante híbrido recientemente encontrado en forma natural en Chile y Argentina entre *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus alpina* (= *procera)* y descrito en vivero y laboratorio en Inglaterra (Wingston, 1979), se ubica en los bosques de segundo crecimiento llamados en Chile Renovales de Roble-Raulí (Donoso, 1981 b). Ambas especies constituían poblaciones simpátricas que presentaban áreas de contacto a lo largo de la distribución de *Nothofagus alpina*; como consecuencia de la explotación seguida de incendios forestales o del abandono de tierras agrícolas o ganaderas que antes habían estado cubiertas de bosques derivados de una de las dos especies, se desarrollaron estos renovales mixtos de *Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua,* que aumentaron el área de contacto de las dos especies, facilitando la hibridación (Donoso *et al.,* 1990a). Es a propósito de este texto que no se acepta el nombre *N. nervosa,* aplicado por Lennon *et al.,* (1987) desde Inglaterra. Estos autores señalan que *N. alpina* correspondería a poblaciones híbridas entre *N. obliqua* y la especie *N. procera* que correspondería a la buena especie Raulí. Frente a esta confusión ellos optan por identificar a la especie con un nuevo nombre, cual es *N. nervosa.* Sin embargo, se estima que esto no tiene validez y causa mayor confusión, puesto que jamás se han reconocido ni estudiado tales poblaciones híbridas en los bosques de Chile. Por consiguiente se seguirá aquí llamando al Raulí *N. alpina* o *N. procera.*

Sin embargo, no es efectivo que el fenómeno de hibridación y sus efectos posteriores sea propio solamente de las alteraciones antrópicas que cubren gran parte del planeta actualmente. A lo largo de toda la historia de la Tierra se han producido alteraciones de diferente magnitud que han derivado en áreas con medioambientes propicios para la hibridación entre especies; entre esos fenómenos catastróficos se encuentran: retiradas o avances de glaciares, erupciones volcánicas, deslizamientos de tierra, escorias o nieve, incendios forestales naturales, inundaciones, solevantamientos y hundimientos de tierras y de islas, etc.

El territorio de Chile y el sector andino sur de Argentina han estado y siguen estando expuestos en forma permanente a todos los fenómenos recién nombrados, determinando indudablemente aislamientos geográficos entre poblaciones de algunas especies y posteriores reversiones de esas situaciones, fenómenos que pueden haber transformado especies alopátricas en simpátricas y viceversa, favoreciendo procesos de hibridación y sus derivaciones (Stebbins, 1950; Donoso, 1987 a). En 1983 se reportó la hibridación en Chile entre *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus nitida* y entre *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus betuloides*; y, en 1984, la que se produce entre *Nothofagus nitida* y *Nothofagus betuloides* (Donoso y Atienza, 1983, 1984).

Gran parte de las áreas donde se estudió o se observó esta hibridación corresponden justamente a hábitat alterados por fenómenos naturales. Por ejemplo, se observó una abundante regeneración de híbridos entre *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus nitida,* que sirvieron de base para el estudio, en la parte inferior de un deslizamiento de tierra ocurrido en el Parque Nacional Puyehue en la Cordillera de los Andes, fenómeno que permitió que ambas especies, que no se ponen en contacto normalmente en su distribución altitudinal, pudieran cruzarse en las nuevas condiciones (Figura 1.26). También se encuentra un enjambre de híbridos entre *Nothofagus nitida* y *Nothofagus betuloides* en el Parque Nacional Queulat en los 44° latitud sur, en un sector previamente cubierto por un bosque mixto siempreverde propio del área que fue arrasado por una avalancha de nieve y piedras que se produjo en los alrededores del ventisquero Queulat (Donoso y Atienza, 1984) (Figura 1.27). Finalmente, en el Parque Nacional Laguna San Rafael (Reserva de la Biosfera), el autor y previamente Heusser (1964), observaron individuos híbridos entre ambas especies que crecen en los sectores dejados abiertos por la retirada del glaciar San Rafael.

Desde el punto de vista de la variación, la hibridación puede considerarse como una de

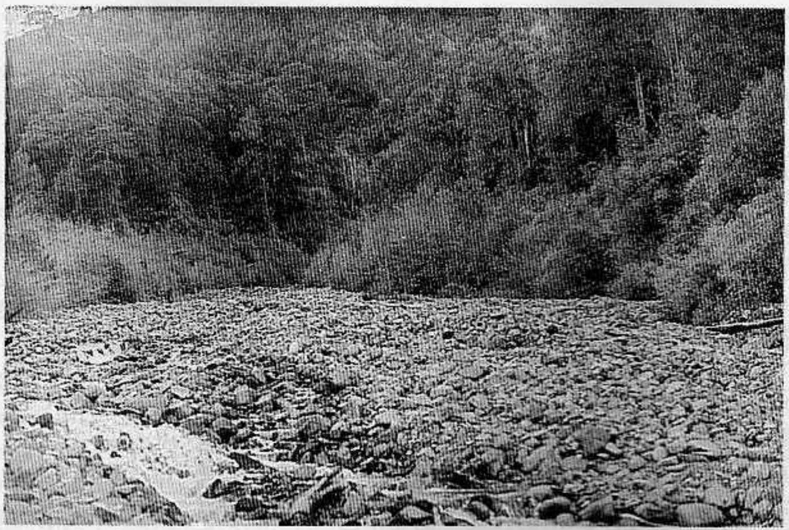


Figura 1.26. – *Deslizamiento de tierra y rocas cubierto con híbridos entre* Nothofagus dombeyi *y* Nothofagus nitida *e individuos de ambos padres en el Parque Nacional Puyehue (Sector Anticura) en la Cordillera de los Andes. (Fotografía tomada por el autor en 1983).*

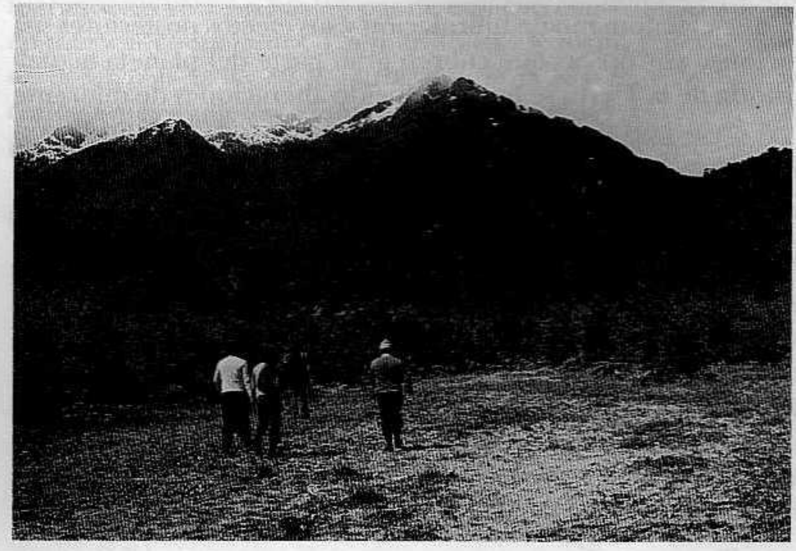


Figura 1.27. – *Invasión de ejemplares de* Nothofagus nitida, Nothofagus betuloides, *e híbridos entre ambos que constituyen un enjambre de híbridos en un área alterada por una avalancha de rocas y nieve ocurrida desde el Ventisquero Queulat. (Fotografía tomada por el autor en 1980).*

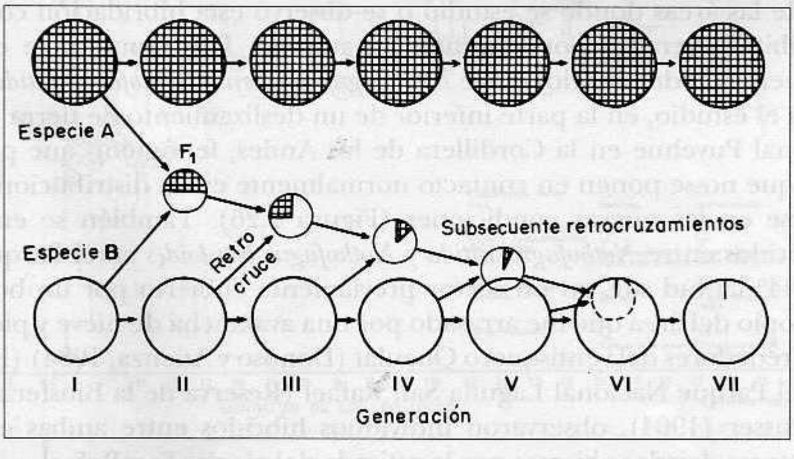

Especie A
F1
Especie B
Retro cruce
Subsecuente retrocruzamientos
I
II
III
IV
V
VI
VII
Generación

Figura 1.28. – *Diagrama que explica el fenómeno de hibridación introgresiva. (Adaptado de Spurr y Barnes, 1980).*

las fuentes de variación de las plantas, pero fundamentalmente a través del fenómeno de *introgresión* o hibridación introgresiva (Anderson, 1949, 1952; Stebbins, 1950). El fenómeno de introgresión consiste en la infiltración gradual del material genético de una especie en el de otra, como consecuencia de la hibridación producida entre ambas y a través de repetidos retrocruzamientos de la generación híbrida con la parental. Este fenómeno queda mejor explicado quizás en forma gráfica (Figura 1.28).

Siguiendo a Stebbins (1950), el proceso de introgresión tiene dos características:

1. Sólo se puede producir en aquella parte del rango geográfico de dos especies genéticamente compatibles y sólo si el hábitat suministra un nicho ecológico para el establecimiento de individuos producto de la introgresión. Por consiguiente, si el patrón de variación de una especie está siendo alterado por hibridación introgresiva, la variabilidad debe ser mayor y más clara en las áreas donde las dos especies se traslapan que donde crecen solas. Por otro lado, puesto que los hábitat recién abiertos y alterados favorecen la hibridación, la variabilidad por efecto de introgresión también será mayor en ellos, que en condiciones de estabilidad y antigüedad.

2. Si hay hibridación e introgresión entre dos especies, A y B, el patrón de variación de la especie A deberá aumentar en la dirección de la especie B en y cerca de las regiones donde A y B crecen juntas y donde sus hábitat han sido alterados recientemente. Además, los individuos introgresivos de la especie A no deberán poseer características diferentes de la especie B recombinadas al azar con aquellas de la especie A. Todo individuo deberá variar en la dirección de la especie B en varias de las características que distinguen a las dos especies, aunque sea en diferentes grados. La Figura 1.29 ilustra la manera cómo el patrón de variación de una especie es alterado por hibridación o introgresión.

La esterilidad o debilidad de los híbridos es, obviamente, una característica que limita o impide que se produzca el fenómeno de introgresión. Pero lo que especialmente la previene en la naturaleza son la incompatibilidad de cruzamiento y las barreras geográficas. La alteración del medioambiente en forma natural o antrópica rompe estas barreras geográficas produciendo hibridación del hábitat (Anderson, 1948, 1952). Varios ejemplos muestran la probable ocurrencia del fenómeno de hibridación introgresiva en especies forestales. *Quercus douglassi* y *Quercus turbinella* son dos especies cuyos rangos de distribución se traslapan a lo largo de 250 kilómetros en California, Estados Unidos. En el centro del área de traslapo se encuentran individuos híbridos y enjambres de híbridos (Hanson, 1962); el

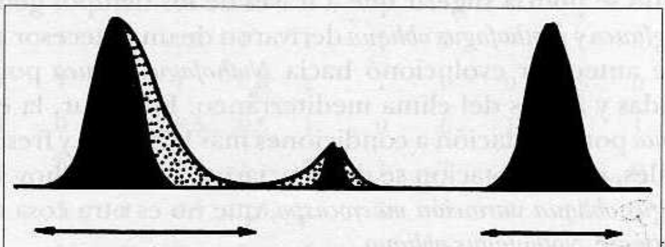


Figura 1.29. – *Gráfico que muestra cómo la especie A se ve alterada por características de la especie B que se infiltran en la especie A a través de retrocruzamiento de los híbridos con A. (Adaptado de Stebbins, 1950).*

estudio de estos enjambres de híbridos muestra que en exposición norte consiste en formas híbridas estrechamente relacionadas con *Quercus douglassi,* mientras que en exposición sur lo son a *Quercus turbinella* (Benson *et al.*, 1967). Según Stern y Roche (1974), aquí se comprueba que la barrera de incompatibilidad entre las dos especies no se ha desarrollado en todas partes y que la especialización ecológica de la especie es, frecuentemente, una buena barrera de la introgresión, es decir, que ésta depende en gran medida del medioambiente.

Anderson (1952) postula que la alta frecuencia de hibridación y la introgresión que se encuentra en Nueva Zelanda son consecuencia de la hibridación del hábitat derivada de la creación de nuevos nichos ecológicos producidos en una condición insular, libre previamente de vertebrados, por la llegada del hombre y sus animales domésticos y agricultura. Las características de Chile son extraordinariamente similares a las de Nueva Zelanda y es muy probable que exista una gran cantidad de fenómenos de hibridación, además de aquellos señalados para las especies de *Nothofagus, Sophora* y *Myrceugenia.* Por ejemplo, indicadores en el terreno de posible hibridación se encuentran entre numerosas especies de los géneros *Baccharis* y *Berberis,* entre las especies *Laurelia sempervirens* y *Laurelia philippiana,* e incluso dos especies de género diferente como son *Fitzroya cupressoides* y *Pilgerodendrum uviferum.*

El fenómeno de introgresión en Chile se visualiza con bastante claridad en el caso de la hibridación entre *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus glauca.* Anderson (1949) creó el método del índice de hibridación para determinar el fenómeno entre dos especies, en conjunto con algunos métodos gráficos. De acuerdo con Stebbins (1950), éste es también un método para detectar y estimar el grado de hibridación introgresiva. La Tabla 1.9 muestra los valores del índice por especie y totales que consideran 12 características de las especies que son claramente diferentes entre *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus glauca.* En ella se aprecia que los valores totales del índice para los híbridos fluctúan en un amplio rango que va desde 4,5, próximo al valor de *Nothofagus glauca* (0) y 11,5, muy cercano al valor de *Nothofagus obliqua* (12). La Figura 1.30 presenta la distribución de frecuencias de los 42 individuos de las especies y sus híbridos, que muestra una clara segregación de caracteres en la dirección de *Nothofagus obliqua,* es decir, que existe una tendencia hacia infiltración de genes de *Nothofagus glauca* en las poblaciones de *Nothofagus obliqua.* Ello se manifiesta en la región de contacto entre ambas especies en la Cordillera de los Andes de la región mediterránea de Chile, por una alta variabilidad de las poblaciones de *Nothofagus obliqua.*

De estos antecedentes es posible desprender para este complejo de especies una especulación similar a aquella elaborada por Hamrick y Libby (1972) (Figura 1.31). Siguiendo un razonamiento parecido se podría sugerir que a través de los tiempos geológicos, las poblaciones de *Nothofagus glauca* y *Nothofagus obliqua* derivaron de un antecesor común *(Nothofagus sp).* En el norte, este antecesor evolucionó hacia *Nothofagus glauca* por adaptación a las condiciones más cálidas y áridas del clima mediterráneo. En el sur, la evolución condujo hacia *Nothofagus obliqua* por adaptación a condiciones más húmedas y frescas; pero poblaciones más septentrionales, por adaptación se diferenciaron en lo que hoy se conoce generalmente como *Nothofagus obliqua variación macrocarpa,* que no es otra cosa que el extremo de una ecocline de la especie *Nothofagus obliqua.*

Otra forma de demostrar la hibridación y también en cierto modo la introgresión entre dos especies, es a través de la cromatografía de componentes fenólicos de las hojas (Donoso y Landrum, 1979). Los cromatogramas muestran claramente el fenómeno de hibridación, y el número 3, correspondiente a *Nothofagus obliqua,* muestra evidencias de retrocruzamiento e introgresión al presentar manchas típicas de *Nothofagus glauca* (Figura 1.32). El fenómeno

Tabla 1.9. – Valores totales y por especie del índice de hibridación para *Nothofagus glauca* (8 individuos), *Nothofagus obliqua* (9 individuos) y el híbrido *Nothofagus leoni* (25 individuos) (Donoso y Landrum, 1979).

Planta Nº	Caracteres												Valor Índice Total	Especies
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12		
1-8	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	0	*N. glauca*
9-17	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	12,0	*N. obliqua*
18	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,5	1	11,5	*N. leoni*
19	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0,5	0	10,5	*N. leoni*
20	1	1	1	1	1	1	1	1	1	0	0,5	1	10,5	*N. leoni*
21	0,5	1	1	1	1	0,5	0	1	1	1	0,5	1	9,5	*N. leoni*
22	0,5	1	1	0	1	0	1	1	1	1	0,5	1	9,0	*N. leoni*
23	0	0	1	1	0,5	1	1	1	1	1	0,5	1	9,0	*N. leoni*
24	0,5	1	1	1	1	1	1	1	0	0	0,5	1	9,0	*N. leoni*
25	0	1	1	0	1	1	1	0	1	1	0,5	1	8,5	*N. leoni*
26	0	0	0	1	0,5	1	1	1	1	1	0,5	1	8,0	*N. leoni*
27	0	0	1	0	0,5	0,5	1	1	1	1	1	1	8,0	*N. leoni*
28	0	0	0	1	0,5	1	1	1	1	1	0,5	1	8,0	*N. leoni*
29	0	0	0	1	0,5	0,5	1	1	1	1	0,5	1	7,5	*N. leoni*
30	0,5	1	1	0	1	0,5	1	1	0	0	0,5	1	7,5	*N. leoni*
31	0	0	0	1	0,5	1	1	1	1	1	0	1	7,5	*N. leoni*
32	0	0	0	1	0,5	1	0	1	1	1	1	1	7,5	*N. leoni*
33	0	0	1	0	0,5	0	1	1	1	1	0,5	1	7,0	*N. leoni*
34	0,5	0	1	0	0,5	0,5	1	1	1	0	0,5	1	7,0	*N. leoni*
35	0,5	0	0	1	0,5	0,5	0	1	1	1	1	0	6,5	*N. leoni*
36	0	0	1	0	0,5	1	1	1	1	0	1	0	6,5	*N. leoni*
37	0,5	0	1	1	1	0,5	1	1	0	0	0,5	0	6,5	*N. leoni*
38	1	0	0	0	0,5	0,5	1	0	0	1	1	1	6,0	*N. leoni*
39	0,5	0	0	1	0,5	1	0	1	1	0	1	0	6,0	*N. leoni*
40	0	0	1	0	0,5	0,5	1	1	0	0	0,5	1	5,5	*N. leoni*
41	0	0	1	0	1	0	1	1	0	0	0	0	5,0	*N. leoni*
42	0	0	0	0	0,5	1	0,5	1	0	0	0,5	1	4,5	*N. leoni*

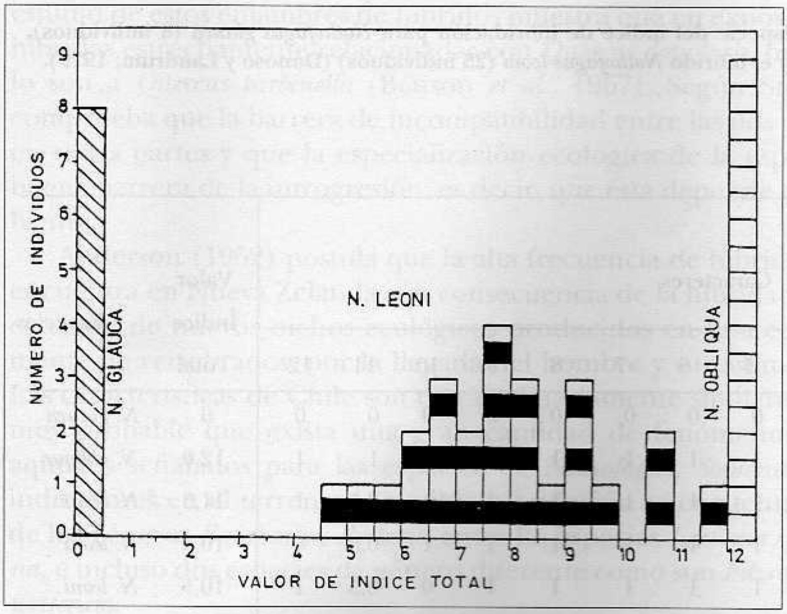


Figura 1.30. – *Distribución de frecuencias de los valores de índice total de hibridación para los 42 individuos de* Nothofagus glauca, Nothofagus obliqua *y* Nothofagus leoni *(híbrido) señalados en la Tabla 1.9.*

de introgresión pareciera darse también, según las evidencias encontradas, en las poblaciones andinas de *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus alpina* en la región mediterránea, donde habría infiltración del material genético de *Nothofagus alpina* en el de *Nothofagus obliqua*, lo que estaría contribuyendo aún más a la variabilidad de esta última especie en esta región (Donoso *et al.*, 1990a).

Se postula que la introgresión puede promover fuertes ventajas selectivas a través del suministro de características adaptativas de una especie a otra (Stutz y Thomas, 1964), posibilitando el establecimiento de nuevos hábitat a las especies en ciertos casos (Stern y Roche, 1974).

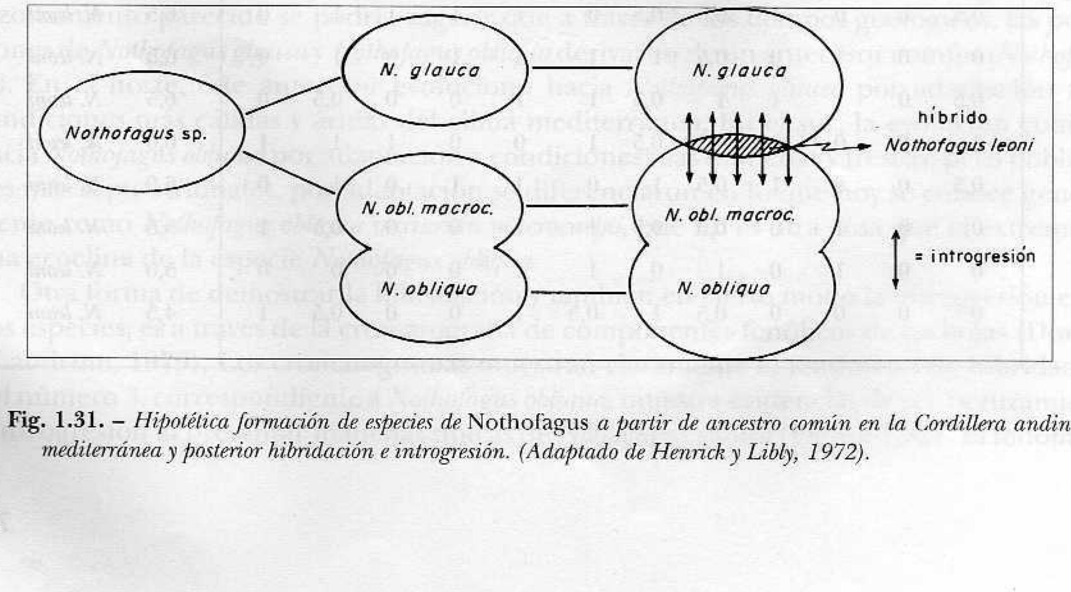


Fig. 1.31. – *Hipotética formación de especies de* Nothofagus *a partir de ancestro común en la Cordillera andina mediterránea y posterior hibridación e introgresión. (Adaptado de Henrick y Libly, 1972).*

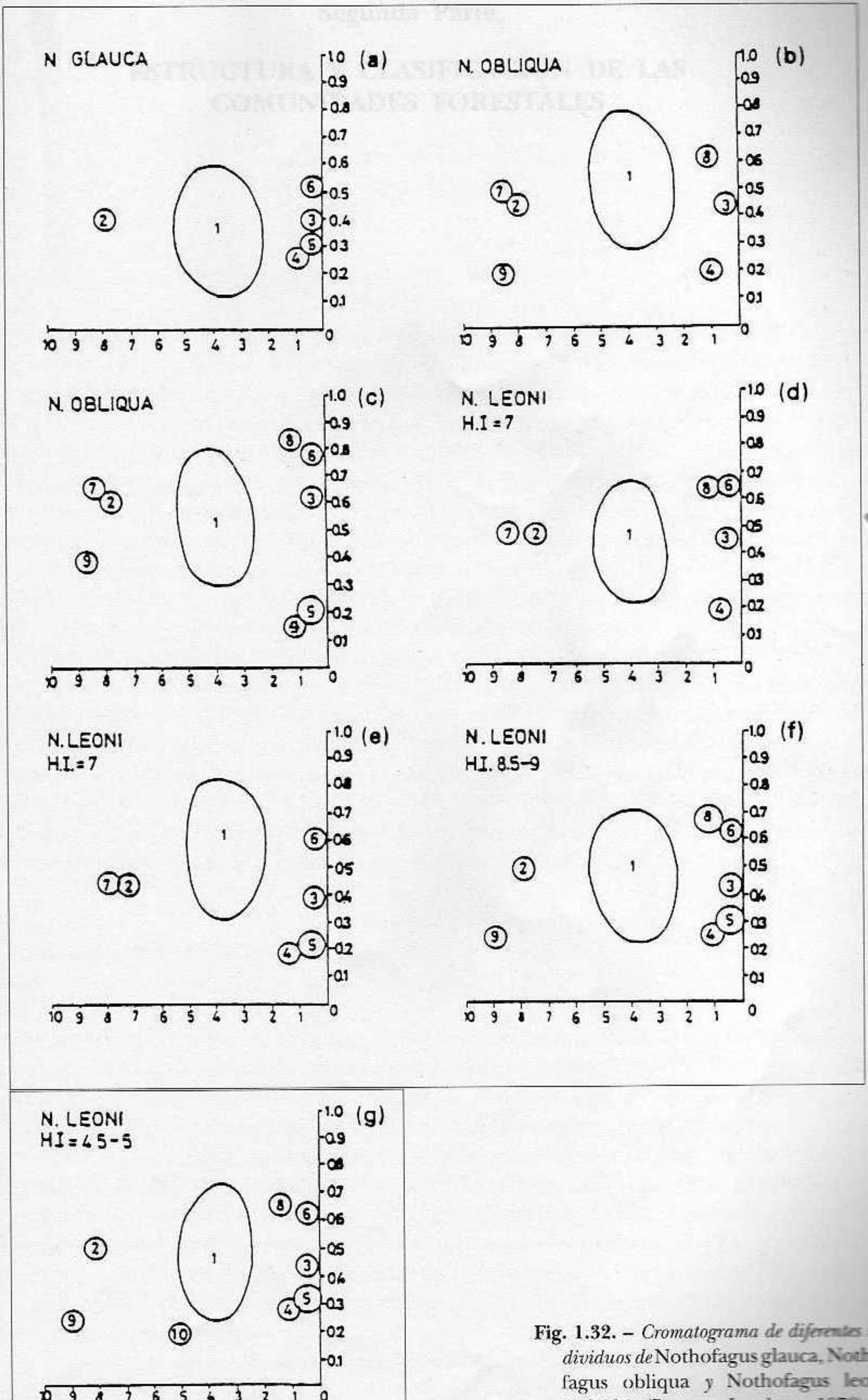


Fig. 1.32. – *Cromatograma de diferentes individuos de* Nothofagus glauca, Nothofagus obliqua *y* Nothofagus leoni *(híbrido). (Donoso y Landrum, 1979).*

Segunda Parte

ESTRUCTURA Y CLASIFICACIÓN DE LAS COMUNIDADES FORESTALES

1. Sinecología

La sinecología, como un nivel o una división de la Ecología, se define en forma global como el estudio de los sistemas de muchas especies. Llámense estas comunidades o parte de ellas ecosistemas. El tema ha sido tratado con diferentes enfoques por numerosos autores, entre otros, además de los ya mencionados en el Capítulo introductorio, por Whittaker (1970). El concepto de Sinecología desarrollado por los países de idioma inglés, es equivalente al de Fitosociología, desarrollado por la escuela europea franco-alemana, y al de Biocenología, por la escuela soviética. En un sentido amplio, incluye el estudio de todos los tipos de ecosistemas, terrestres, oceánicos, de aguas dulces, así como los fenómenos relacionados con todos ellos como el funcionamiento de los ecosistemas, desde el punto de vista de la circulación de nutrientes y flujo de energía en y a través de ellos. También se incluyen frecuentemente en la sinecología los problemas ecológicos relacionados con el manejo y alteración derivada de la acción humana sobre los ecosistemas.

Desde el punto de vista forestal, la Sinecología se ubica como una parte fundamental de la Silvicultura Básica o Ecología Forestal, lo que significa que se aboca al estudio de los ecosistemas forestales, lo que es igual que decir de las comunidades forestales y sus interacciones con el medioambiente. En el marco de la Ecología Forestal, la Sinecología comprende el estudio de las estructuras de los bosques o comunidades forestales y de sus variaciones espaciales, tema que será analizado en este capítulo, y de la dinámica o variaciones temporales de los bosques, que será analizado en el capítulo IV.

2. La comunidad forestal y terminología asociada

Los árboles se desarrollan en el terreno agrupados en conjunto con otros individuos de la misma especie o de otras especies y con plantas menores, arbustivas o herbáceas y animales de diferentes tipos. Este conjunto de seres vivos, desarrollados en un marco geográfico determinado, constituye una comunidad biótica, que por estar especialmente caracterizada, en este caso por la presencia y abundancia de árboles, se conoce más frecuentemente como comunidad forestal. Este concepto de comunidad forestal es muy general y no restrictivo, es decir, en él caben numerosos tipos y tamaños de conjuntos de vegetación que requieren como condición estar dominados por árboles en un área específica. Por esta razón es frecuente que se empleen otros términos como sinónimos de comunidad forestal. Sin embargo, estos otros términos son más específicos. La virtud, entonces, del término comunidad forestal es justamente su generalidad, pues se presta para definir cualquier conjunto de árboles sin cometer un error conceptual de importancia. De este modo se puede hablar de una comunidad forestal de Alerce costero de la Cordillera de la Costa de Valdivia y, también,

CAPÍTULO II

ESTRUCTURA Y CLASIFICACIÓN DE LAS COMUNIDADES FORESTALES

1. Sinecología

La Sinecología, como un nivel o una división de la Ecología, se define en forma global como el estudio de los sistemas de muchas especies, llámense éstas comunidades o parte de ellas, o ecosistemas. El tema ha sido tratado con diferentes enfoques por numerosos autores, entre otros, además de los ya mencionados en el Capítulo introductorio, por Whittaker (1975). El concepto de Sinecología desarrollado por los países de idioma inglés, es equivalente al de Biosociología, desarrollado por la escuela europea franco-alemana, y al de Biocenología, por la escuela soviética. En un sentido amplio, incluye el estudio de todos los tipos de ecosistemas, terrestres, oceánicos, de aguas dulces, así como los fenómenos relacionados con todos ellos como el funcionamiento de los ecosistemas, desde el punto de vista de la circulación de materiales y flujo de energía en y a través de ellos. También se incluyen frecuentemente en la Sinecología los problemas ecológicos relacionados con el manejo y alteración derivada de la acción humana sobre los ecosistemas.

Desde el punto de vista forestal, la Sinecología se ubica como una parte fundamental de la Silvicultura Básica o Ecología Forestal, lo que significa que se aboca al estudio de los ecosistemas forestales, lo que es igual que decir: de las comunidades forestales y sus interacciones con el medioambiente. En el marco de la Ecología Forestal, la Sinecología comprende el estudio de las estructuras de los bosques o comunidades forestales y de sus variaciones espaciales, tema que será analizado en este capítulo, y de la dinámica o variaciones temporales de los bosques, que será analizado en el capítulo IV.

2. La comunidad forestal y terminología asociada

Los árboles se desarrollan en el terreno agrupados en conjunto con otros individuos de la misma especie o de otras especies y con plantas menores, arbustivas o herbáceas y animales de diferentes tipos. Este conjunto de seres vivos, desarrollados en un marco geográfico determinado, constituye una comunidad biótica, que por estar especialmente caracterizada, en este caso por la presencia y abundancia de árboles, se conoce más frecuentemente como comunidad forestal. Este concepto de comunidad forestal es muy general y no restrictivo, es decir, en él caben numerosos tipos y tamaños de conjuntos de vegetación que requieren como condición estar dominados por árboles en un área específica. Por esta razón es frecuente que se empleen otros términos como sinónimos de comunidad forestal. Sin embargo, esos otros términos son más específicos. La virtud, entonces, del término comunidad forestal es justamente su generalidad, pues se presta para definir cualquier conjunto de árboles sin cometer un error conceptual de importancia. De este modo se puede hablar de una comunidad forestal de Alerce enano de la Cordillera de la Costa de Valdivia y, también, de la comunidad de Alerce de la Cordillera de la Costa de Valdivia, que incluye a la de Alerce enano. Así también, se puede hablar de una comunidad clímax de Alerce y de una comunidad de renoval o bosque secundario de Alerce.

Los términos que más frecuentemente se emplean como sinónimos de comunidad forestal, son los de asociación forestal, formación forestal y tipo forestal. Los términos formación y asociación tienen un significado específico y diferente si se emplean bajo el concepto norteamericano que si se usan según la escuela fitosociológica de Zurich-Montpellier. En Estados Unidos, la asociación se entiende como parte de un conjunto mayor, que es la formación o forma de mayor tamaño y amplitud que alcanza la comunidad forestal. Por ejemplo, una formación de especies latifoliadas del este norteamericano puede estar constituida por asociaciones diferentes, de arce-haya, de encina-nogal, de álamo-abedul. En Europa, la formación es una comunidad forestal fisionómicamente uniforme que se ubica en sitios similares; así, son formaciones los bosques templados caducifolios, los bosques templados siempreverdes, los bosques tropicales lluviosos, los bosques boreales de coníferas, etc.

De acuerdo con la escuela de Zurich-Montpellier, una asociación es una comunidad vegetal caracterizada por una composición florística definida y una fisonomía y estructura uniformes, en condiciones iguales de hábitat. De acuerdo con esta escuela, la asociación se asimila al concepto de un organismo y constituye la unidad básica de un sistema jerárquico de clasificación de la vegetación, que es prácticamente igual a la utilizada en taxonomía vegetal; lo cual revela que esta escuela sustenta el concepto organísmico de la asociación y de la comunidad vegetal. Así es como en Chile, Oberdorfer (1960), empleando este sistema, identificó asociaciones con nombres como los siguientes: *Wintero-Nothofagetea* (Oberdorfer, 1960) o *Nothofagetea pumilionis-antarcticae* (Oberdorfer, 1960).

Además de los trabajos específicos sobre esta Escuela fitosociológica, un análisis comparativo con otras escuelas y una discusión de sus ventajas y desventajas se presentan en varios textos, como los de Kershaw (1964), Shimwell (1971) y Mueller-Dombois y Ellenberg (1974). Aunque esta escuela ha realizado muchos aportes a la descripción de la vegetación y en Chile tiene gran influencia debido a los trabajos pioneros de Oberdorfer (1960), Schmithusen (1953) y a la formación obtenida bajo esa Escuela por numerosos investigadores chilenos, a juicio del autor, es un método subjetivo, aunque muy acucioso, que emplea una forma de clasificación que lleva en sí una interpretación falsa de las comunidades al denominarlas como si fueran especies y que, por lo tanto, no es recomendable ni necesaria su utilización en el campo forestal, donde se requiere mayor simpleza y objetividad en la descripción y clasificación de las comunidades.

El concepto de tipo forestal fue desarrollado inicialmente en Finlandia por Cajander (1926) y considera solamente a la composición de la cubierta arbórea para identificar y clasificar las comunidades forestales. Normalmente se considera como tipo forestal a una superficie relativamente extensa de bosques caracterizados por estar constituidos por una o más especies forestales y que pueden o no estar situados en condiciones iguales de sitio. La clasificación en tipos forestales es más bien artificial y responde a conveniencias o necesidades de orden silvicultural, comercial o de política forestal. En cualquier caso es conveniente y, más aún, necesario, que un país, por lo menos en el ámbito forestal, tenga una clasificación estándar que sea aceptada y utilizada uniformemente en todas partes dentro del territorio. Se volverá a hacer referencia a este tema y en forma concreta en relación con Chile, en el título Clasificación de Bosques, dentro de este capítulo.

La comunidad forestal, llámese asociación o tipo forestal es, sin duda, mucho más que sólo árboles y otras plantas y animales viviendo juntos en un área más o menos determinada.

Esa comunidad biótica está inserta en un medioambiente físico, cuyos factores interactúan con los organismos y, a su vez, todos éstos mantienen mutuas interacciones. Este conjunto de organismos vivos, biocenosis o comunidad, de factores físicos que actúan sobre ellos, *biotopo* o medioambiente físico y de *interacciones* de todos ellos, constituyen la biogeocenosis o *ecosistema forestal,* concepto de fundamental relevancia en el manejo de los recursos naturales sobre la tierra.

La biomasa está formada por organismos *productores,* que son el componente *autotrófico,* es decir, aquel capaz de producir alimento mediante la energía solar y las sustancias inorgánicas; y por organismos *consumidores,* que son el componente *heterotrófico,* es decir, aquel que obtiene su alimento de otros organismos, porque no es capaz de producir. Los consumidores pueden ser primarios, que son los herbívoros; secundarios, que son los carnívoros; y terciarios, que son consumidores de herbívoros y otros carnívoros. A estos últimos se agregan los *desintegradores,* que se alimentan de la materia orgánica muerta, descomponiéndola, formando parte también del componente heterotrófico.

Los componentes bióticos del ecosistema constituyen una *cadena trófica,* de la cual ellos son eslabones unidos por un flujo de energía que va desde las plantas o productores hasta llegar al último nivel de los consumidores. Cada eslabón de la cadena se conoce como *nivel trófico,* reconociéndose en general cinco niveles, a saber: Productor, Consumidor primario o herbívoro, Consumidor secundario o carnívoro primario, Consumidor terciario o carnívoro secundario y, Consumidor cuaternario o carnívoro terciario, cada uno de los cuales se alimenta del anterior. En la transferencia de energía de uno a otro nivel, un 80 a 90% de la energía potencial se pierde en forma de calor, de modo que mientras más cerca está el organismo del principio de la cadena, mayor es la energía disponible (Odum, 1971; Whittaker, 1975). Esto significa que la productividad es más alta en los primeros niveles, y del mismo modo la biomasa es normalmente mayor también en los primeros niveles, formándose las conocidas como pirámides de productividad y de la biomasa (Figura 2.1). Igualmente, existe una pirámide de los números, la que puede ser revertida cuando muchos pequeños organismos se alimentan de uno grande de un nivel más bajo, como una plaga de insectos que atacan a un árbol (Whittaker, 1975).

El flujo de la energía que proviene del sol relaciona a los diferentes niveles de la cadena trófica siguiendo una dirección y perdiéndose como calor en el paso por cada una de ellas (Figura 2.2).

En conjunto con el flujo unidireccional de la energía, opera en el ecosistema un movimiento cíclico o circulación de material entre la comunidad y el medioambiente, conocido como ciclo de los nutrientes (Figura 2.3) (Donoso, 1981 a).

En este ciclo adquiere papel preponderante el grupo heterotrófico de los desintegradores, descomponedores o saprobos, que son esencialmente las bacterias y hongos que descomponen los compuestos orgánicos o detritos, dispersando calor hacia el medioambiente y liberando el detritos como materia inorgánica y compuestos solubles que son captados por las plantas desde el suelo y desde el agua y, desde ellos, puestos de nuevo en circulación (Whittaker, 1975; Donoso 1981 a).

El cuociente de un nivel de la pirámide de productividad en relación con el que lo precede, se conoce como *eficiencia.* La productividad de los herbívoros es generalmente un décimo o menor que la de las plantas productoras, porque gran parte del alimento de los primeros no puede ser digerido y asimilado; por lo mismo, la productividad de los carnívoros es menor que la de los herbívoros. La primera eficiencia importante es la relación de la productividad del nivel de los productores con la energía solar; esta eficiencia es la de la fotosíntesis y es baja porque sólo una pequeña fracción de la energía solar es ocupada en

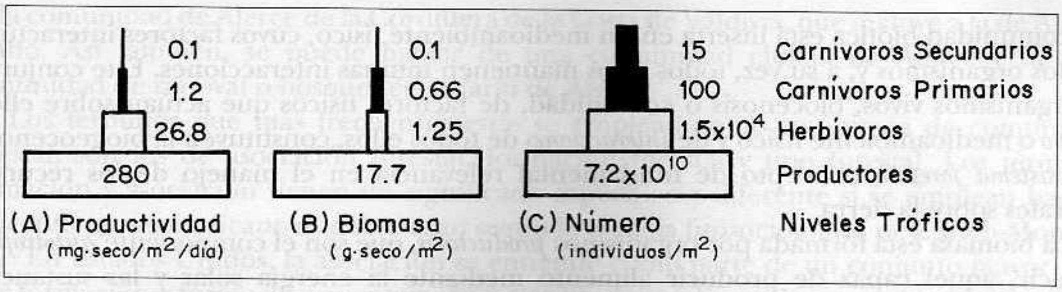

0.1
1.2
26.8
280
0.1
0.66
1.25
17.7
15
100
1.5x10⁴
7.2x10¹⁰
Carnívoros Secundarios
Carnívoros Primarios
Herbívoros
Productores
(A) Productividad
(mg·seco/m² /día)
(B) Biomasa
(g·seco/m²)
(C) Número
(individuos/m²)
Niveles Tróficos

Fig. 2.1. – *Pirámides de la productividad, de la biomasa y de los números, formadas por los niveles tróficos (Whittaker, 1975).*

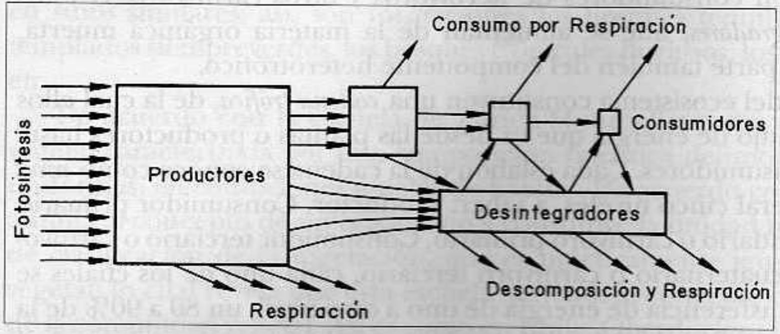

Consumo por Respiración
Fotosíntesis
Productores
Consumidores
Desintegradores
Descomposición y Respiración
Respiración

Fig. 2.2. – *Flujo de energía a través de los niveles tróficos de una comunidad (Whittaker, 1975).*

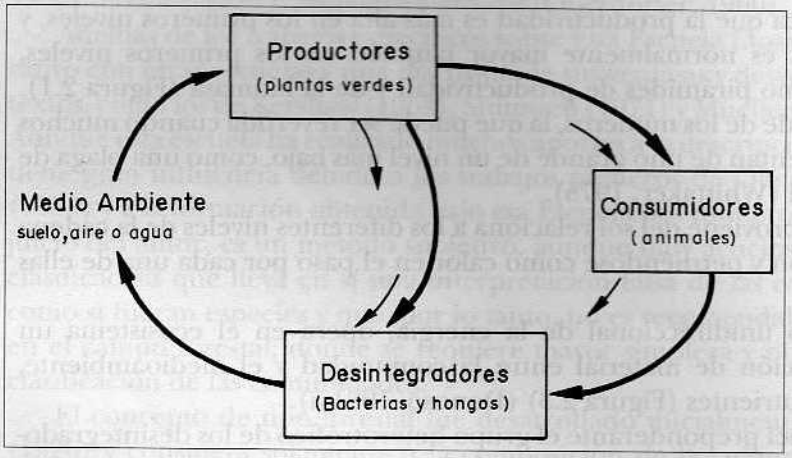

Productores
(plantas verdes)
Medio Ambiente
suelo, aire o agua
Consumidores
(animales)
Desintegradores
(Bacterias y hongos)

Fig. 2.3. – *Circulación de materiales en un ecosistema entre los organismos y el medioambiente. (Adaptado de Whittaker, 1975).*

ellas. (Odum, 1971; Whittaker, 1975; Donoso, 1981 a). Existen varias formas de medir la eficiencia, pero la más corriente es referirse a la eficiencia de la transferencia de la energía desde un nivel trófico a otro, lo que se mide en kcal/m^2/día (o año). En este sentido la eficiencia es mayor en los primeros niveles, es decir, la energía se reduce en la transferencia de cada nivel trófico al de más arriba. Odum (1971) y Whittaker (1975) tratan en forma clara y concisa este tema.

En relación con el hombre, las eficiencias de sus cosechas se relacionan más bien con un rendimiento que con una productividad, entendiéndose por rendimiento "una fracción de la productividad que es posible remover y usar sin destruir la base de ella misma". Desde el punto de vista del rendimiento obtenido, sólo una parte de una población se puede

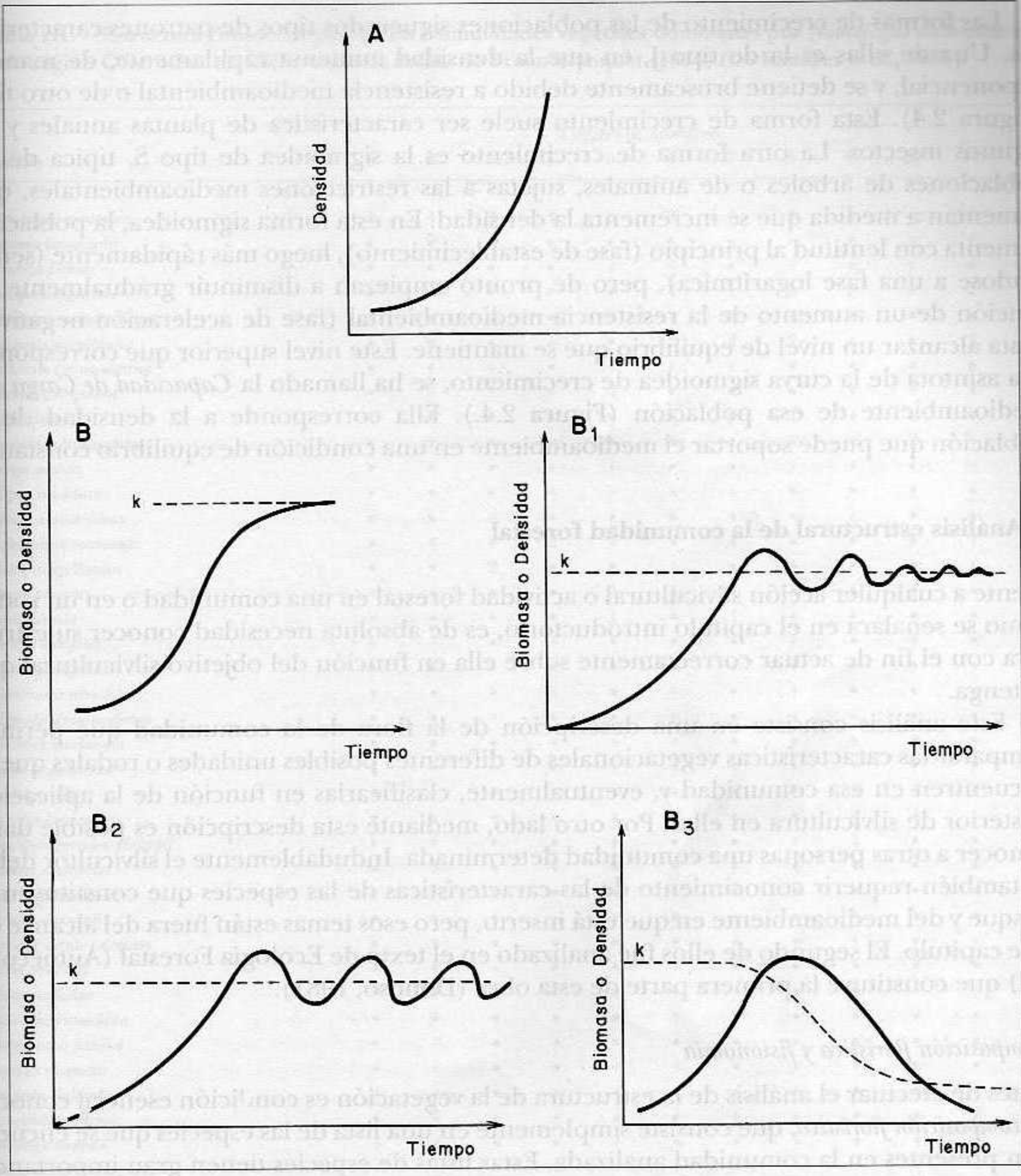


Fig. 2.4. – *Representación de las formas de crecimiento de las poblaciones graficadas a escala aritmética. A) Forma de crecimiento exponencial o de tipo J; B) Forma de crecimiento sigmoidea o de tipo S; B1) El crecimiento o tamaño poblacional sobrepasa a K= Capacidad de Carga del medioambiente, y experimenta fluctuaciones hasta estabilizarse en K; B2) El crecimiento sobrepasa a K y experimenta fluctuaciones periódicas de similar amplitud alrededor de K; B3) El crecimiento sobrepasa a K hasta el punto de determinar una ruptura de la capacidad de carga (K), que puede ser difícil de recuperar (Adaptado de Odum, 1971 y Whittaker, 1975).*

cosechar, que es aquella que presenta el exceso de los individuos necesarios para mantener la reproducción y el crecimiento de la misma población (Whittaker, 1975). Si el hombre se excede de estas limitaciones en la cosecha, la productividad y el rendimiento pueden declinar, como se observa en casos de sobrepastoreo y sobreexplotación de peces (Whittaker, 1975). En este punto conviene hacer una breve referencia al concepto de Capacidad de Carga (Odum, 1971).

Las formas de crecimiento de las poblaciones siguen dos tipos de patrones característicos. Una de ellas es la de tipo J, en que la densidad aumenta rápidamente, de manera exponencial, y se detiene bruscamente debido a resistencia medioambiental o de otro tipo (Figura 2.4). Esta forma de crecimiento suele ser característica de plantas anuales y de algunos insectos. La otra forma de crecimiento es la sigmoidea de tipo S, típica de las poblaciones de árboles o de animales, sujetas a las restricciones medioambientales, que aumentan a medida que se incrementa la densidad. En esta forma sigmoidea, la población aumenta con lentitud al principio (fase de establecimiento), luego más rápidamente (semejándose a una fase logarítmica), pero de pronto empiezan a disminuir gradualmente en función de un aumento de la resistencia medioambiental (fase de aceleración negativa), hasta alcanzar un nivel de equilibrio que se mantiene. Este nivel superior que corresponde a la asíntota de la curva sigmoidea de crecimiento, se ha llamado la *Capacidad de Carga* del medioambiente de esa población (Figura 2.4.). Ella corresponde a la densidad de la población que puede soportar el medioambiente en una condición de equilibrio constante.

3. **Análisis estructural de la comunidad forestal**

Frente a cualquier acción silvicultural o actividad forestal en una comunidad o en un rodal, como se señalara en el capítulo introductorio, es de absoluta necesidad conocer su estructura con el fin de actuar correctamente sobre ella en función del objetivo silvicultural que se tenga.

Este análisis consiste en una descripción de la flora de la comunidad que permita comparar las características vegetacionales de diferentes posibles unidades o rodales que se encuentren en esa comunidad y, eventualmente, clasificarlas en función de la aplicación posterior de silvicultura en ellas. Por otro lado, mediante esta descripción es posible dar a conocer a otras personas una comunidad determinada. Indudablemente el silvicultor deberá también requerir conocimiento de las características de las especies que constituyen el bosque y del medioambiente en que está inserto, pero esos temas están fuera del alcance de este capítulo. El segundo de ellos fue analizado en el texto de Ecología Forestal (Autoecología) que constituye la primera parte de esta obra (Donoso, 1981).

Composición florística y fisionomía

Antes de efectuar el análisis de la estructura de la vegetación es condición esencial conocer su *composición florística,* que consiste simplemente en una lista de las especies que se encuentran presentes en la comunidad analizada. Estas listas de especies tienen gran importancia y son acuciosamente realizadas con el fin de, a través de ellas, definir asociaciones y otras unidades, por los seguidores de la Escuela de Braun-Blanquet o de Zurich-Montpellier (Tabla 2.1).

Es frecuente en la descripción de la vegetación referirse a ella con el término *fisionomía,* concepto que señala el aspecto o apariencia externa de la vegetación (Fosberg, 1961) que presenta una comunidad sobre la base de las formas y la estructura. Las formas se conocen comúnmente a través de la clasificación en *formas de vida* (Raunkaier, 1937), con las cuales es posible construir el espectro biológico de una comunidad, de una región o de un territorio o zona geográfica (Kershaw, 1964; Donoso, 1981 a). En las descripciones forestales es más frecuente referirse a las *formas de crecimiento* de la vegetación que se ubican en tablas donde va un listado de las especies clasificadas según esas formas de clasificación (Tabla 2.2). Whittaker (1975) entrega una tabla con una clasificación de esas formas de crecimiento

Tabla 2.1. – Estructura fitosociológica de las comunidades vegetales dominadas por *Nothofagus antarctica* en la región Centro-Sur de Chile, según la escala de Braun-Blanquet (1964) (De Ramírez *et al*., 1985).

Especies	Lugares de muestreo										
	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Nothofagus antarctica	5	4	3	4	5	3	4	3	+	+	2
Myrteola barneoudii	•	•	+	•	•	+	+	+	r	+	+
Pernettya pumila	•	•	•	•	+	+	•	+	r	+	+
Chusquea nigricans	•	•	•	•	•	4	1	5	2	•	2
Sphagnum magellanicum	•	•	4	•	4	1	3	+	•	•	•
Baccharis magellanica	•	•	•	•	•	2	2	2	r	•	2
Blechnum penna-marina	•	•	+	•	1	+	+	+	•	•	•
Chusquea uliginosa	•	+	1	+	4	•	•	•	•	•	•
Astelia pumila	•	•	•	•	•	•	•	1	4	r	+
Oreobolus obtusangulus	•	•	•	•	•	•	•	+	+	2	+
Drimys winteri	•	•	•	+	+	•	•	+	•	•	+
Scirpus inundatus	•	•	•	+	+	+	+	•	•	•	•
Senecio acanthifolius	•	•	+	•	•	•	•	+	r	•	+
Embothrium coccineum	•	•	•	2	+	•	•	•	•	•	+
Carex magellanica	•	•	2	•	•	1	•	+	•	•	•
Juncus procerus	•	•	•	•	1	1	1	•	•	•	•
Carex fuscula	•	•	•	•	1	•	1	+	•	•	•
Berberis buxifolia	•	+	•	+	•	•	•	+	•	•	•
Juncus planifolius	•	•	•	•	+	•	+	•	•	•	+
Hypochoeris tenuifolia	•	•	•	•	•	+	•	+	•	•	+
Pilgerodendron uviferum	•	•	+	•	•	•	•	+	+	•	•
Pernettya mucronata	•	•	•	•	+	+	+	•	•	•	•
Usnea magellanica	•	•	•	•	+	+	+	•	•	•	•
Usnea pusilla	•	•	•	•	+	+	+	•	•	•	•
Donatia fascicularis	•	•	•	•	•	•	•	•	•	4	+
Marsippospermum philippii	•	•	•	•	•	•	•	+	1	•	•
Acaena ovalifolia	•	+	•	+	•	•	•	•	•	•	•
Acaena pinnatifida	+	+	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Berberis darwinii	•	+	•	+	•	•	•	•	•	•	•
Berberis serrato - dentata	•	•	•	•	•	•	•	+	•	•	+
Carex xhilensis	•	•	+	•	•	+	•	•	•	•	•
Cladonia fallax	•	•	•	•	•	•	•	•	•	+	+
Cladonia picnoclada	•	•	•	•	•	+	+	•	•	•	•
Codonorchis lessonii	•	+	•	+	•	•	•	•	•	•	•
Cyperus eragrostis	•	•	•	•	+	+	•	•	•	•	•
Fragaria chiloensis	•	+	•	+	•	•	•	•	•	•	•
Osmorhiza chilensis	•	+	•	+	•	•	•	•	•	•	•
Pernettya minima	+	•	•	•	+	•	•	•	•	•	•
Relbunium hipocarpium	•	+	•	+	•	•	•	•	•	•	•
Stellaria cuspidata	•	+	•	+	•	•	•	•	•	•	•
Tapeinia magellanica	•	•	•	•	•	•	•	•	•	+	+
Usnea sp.	•	+	•	•	•	•	+	•	•	•	•
Gunnera magellanica	+	•	r	•	•	•	•	•	•	•	•
Lycopodium magellanicum	•	•	•	•	•	•	•	+	•	•	r
Empetrum rubrum	4	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Ribes cucullatum	•	4	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Discaria serratifolia	•	•	•	2	•	•	•	•	•	•	•
Escallonia virgata	•	•	2	•	•	•	•	•	•	•	•
Pernettya poeppigii	•	2	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Schoenus rhynchosporoides	•	•	•	•	2	•	•	•	•	•	•
Carex acutata	•	•	•	•	1	•	•	•	•	•	•
Dioscorea helicifolia	•	1	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Gaimardia australis	•	•	•	•	•	•	•	•	•	1	•
Holcus lanatus	•	•	•	1	•	•	•	•	•	•	•
Lomatia hirsuta	•	•	•	1	•	•	•	•	•	•	•

Continuación Tabla 2.1

Especies	Lugares de muestreo 1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11
Maytenus disticha	1	•	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Myrceugenella gayana	•	•	•	•	1	•	•	•	•	•	•
Myoschilos oblonga	•	•	•	1	•	•	•	•	•	•	•
Mutisia retusa	•	1	•	•	•	•	•	•	•	•	•
Solanum valdiviense	•	•	•	1	•	•	•	•	•	•	•

Tabla 2.2. – Formas de crecimiento del bosque de Remanentes originales dominados por *Nothofagus obliqua* en el Valle Central de la región Centro-Sur de Chile.

Estrato arbóreo emergente

Nothofagus obliqua (Mirb.) bl.
Eucryphia cordifolia Cav.
Nothofagus dombeyi (Mirb.) Bl.

Matriz de árboles dominantes y subdominantes

Aetoxicon punctatum R. et Pav.
Persea lingue Nees.
Laurelia sempervirens (R. et Pav.) Tul.

Árboles pequeños y arbustos

Gevuina avellana Mol.
Rhamnus diffusus Clos.
Lomatia dentata (R. et Pav.) R. Br.
Myrceugenella apiculata (DC.) Kaus.
Myrceugenia planipes (Hoock et Arn.) Berq.
Amomyrtus luma (Mol.) Legr. et Kaus.
Lomatia ferruginea (Cav.) R. Br.
Caldcluvia paniculata (Cav.). D. Don.
Rhaphithamnus spinosus (juss.) Mold.
Peumus boldus Mol.
Chusquea quila (Mol.) Kunth
Aristotelia chilensis (mol.) Stuntz.
Fuchsia magellanica Lam.
Lomatia hirsuta (Lam.) Diels

Lianas y epifitos

Pseudopanax valdiviensis (Gay) Harms
Luzuriaga radicans R. et Pav.
Hydrangea integerrima (Hook et Arn.) Engl.
Hymenophyllum, spp.
Lapageria rosea R. et Pav.
Mitraria coccinea Cav.
Boquila trifoliata DC.
Adiantum chilense Kaulf.
Cissus striata R. et Pav.
Elytropus chilensis Muell. Arg.
Lardizabala biternata Done.
Polypodium feuillei Bertero

Herbáceas y helechos

Dysopsis glechomoides (Rich.) Muell. Arg.
Rigodium implexum Kunz.
Blechnum auriculatum Cav.
Osmorhiza chilensis Hook. et Arn.
Blechnum mochaenum Kunk
Nertera granadensis (Mutis ex. L.f.) Drude
Blechnum chilense (Kaulf.) Mett.
Lophosoria quadripinnata (Gmel.) C. Chr.
Gunnera chilensis Lam.
Oxalis dumetorum Gay
Hydrocotyle poeppigii DC.

Fuente: De Veblen *et al.* (1980).

mayores subdivididas en un segundo nivel de subformas de crecimiento. Para definir las formas de crecimiento se utilizan varias características de las plantas, especialmente altura, condiciones de leñosidad o herbocidad, rectitud del fuste, crecimiento sobre otras plantas, sobre el suelo o apoyándose en otras plantas, características de caducidad o permanencia de las hojas, entre otras.

Tabla 2.3. – Parámetros fundamentales por especie y para el total, del subtipo forestal Alerce-Coigüe de Chiloé en la Cordillera de los Andes.

Especie	Número de árboles por hectárea	Área basal por hectárea (m^2)	Volumen bruto por hectárea (m^3)	Volumen aserrable por hectárea (p.m.)
Fitzroya cupressoides	99	140,97	1.288,20	7.782,09
Drimys winteri	3	0,46	2,68	18,18
Pilgerodendrom uvifera	3	0,14	0,76	0,00
Nothofagus nitida	120	21,09	144,21	470,08
Nothofagus betuloides	47	4,89	29,57	48,15
Amomyrtus luma	39	1,32	5,86	19,35
Amomyrtus meli	4	0,03	0,09	0,00
Saxegothaea conspicua	23	1,07	5,64	4,78
Podocarpus nubigena	153	7,77	39,46	47,58
Laurelia philippiana	36	2,57	12,91	22,88
Weinmannia trichosperma	7	1,11	7,65	24,26
Caldcluvia paniculata	4	0,10	0,40	0,00
Total	538	181,47	1.537,43	8.437,35

Fuente: Donoso, *et al.*, (1987).

CLASIFICACIÓN DE BOSQUES EN FUNCIÓN DE SU COMPOSICIÓN

Ateniéndose a su composición, los bosques se pueden clasificar en puros y mixtos. Se entiende por *bosque puro* a aquel compuesto por una sola especie, mientras que un *bosque mixto o mezclado* es aquel constituido por dos o más especies.

Ambos tipos de bosques ocurren naturalmente, pero bosques puros propiamente tales son más bien raros en forma natural; arbitrariamente se considera como puros a aquellos rodales que poseen un 90% de individuos de una misma especie. Incluso ese valor es raro en la naturaleza, lo que determina que casi todos los bosques sean mixtos. El valor arbitrario de 90%, refiriéndose al número de individuos de una especie en un bosque, es muy discutible; si se quiere calificar un bosque como puro o mixto es importante agregar a la variable densidad, expresada como número de árboles por hectárea o por otra unidad de superficie, las variables área basal o volumen de los árboles, como expresión de la ocupación de la superficie o del espacio que se está midiendo.

Un ejemplo para clasificar esto lo encontramos analizando una tabla de rodal de un bosque de *Fitzroya cupressoides* (Tabla 2.3). En este bosque, ateniéndose únicamente a la densidad, se observa que sólo el 18% del número de árboles por hectárea corresponden a la especie *Fitzroya cupressoides*; lo que de acuerdo con clasificaciones realizadas en este tipo forestal por Garrido *et al.* (1983) lo ubicarán en el bosque de Alerce verde mezclado; esto puede hacer pensar que en él la especie *Fitzroya cupressoides* juega un papel secundario. Por el contrario, al observar los valores de área basal y volumen, queda claro que ocupando el 70 y el 90% de ambas, respectivamente, la especie es la mejor adaptada al sitio, la dominante, mientras que las asociadas ocupan marginalmente su amplitud ecológica y crecen débiles y con formas tortuosas. De aquí que el bosque puede considerarse como Alerce puro (Donoso *et al.* 1990b).

Por otro lado, una superficie extensa cubierta por un tipo de bosque estará normalmente constituida por rodales que pueden ser muy puros y otros con diferentes grados de mezclas, como consecuencia a veces de diferencias locales de suelo, o bien por diferentes estados de desarrollo que se originan de la dinámica de la vegetación.

Los bosques o rodales puros son más bien la excepción en la naturaleza, sin embargo hay muchas condiciones en las cuales se encuentran con frecuencia, aun cuando sea por sólo un cierto período de la vida de ese bosque o, en otras palabras, durante una parte de su proceso dinámico de desarrollo. Los bosques puros en el mundo actual son comunes en las plantaciones efectuadas por el hombre, que durante muchos años los ha privilegiado viendo en ellos ciertas ventajas de tipo financiero-técnico. En la naturaleza los bosques puros se desarrollan por las causas o circunstancias que se señalan:

a) Las condiciones edáficas o climáticas restrictivas permiten con frecuencia el desarrollo de sólo unas pocas y a veces una sola especie arbórea en un área determinada. Generalmente estas áreas coinciden con condiciones desfavorables para el crecimiento y, por consiguiente, a veces son de poca importancia relativa en el sentido productivo.

En cuanto al clima, las temperaturas extremadamente bajas y la extrema sequedad son los factores restrictivos principales para el desarrollo de especies forestales y favorecen la existencia de bosques puros. Los bosques de *Nothofagus pumilio* son producto de una combinación de ambos factores. En su amplia distribución se encuentran en los límites altitudinales de la vegetación arbórea en la Cordillera de los Andes, donde la precipitación en forma de nieve y las bajas temperaturas inhiben el desarrollo de otras especies; una condición similar se encuentra en la latitud de Aysén y en Magallanes y Tierra del Fuego, en el extremo sur de Sudamérica, donde a las bajas temperaturas se une una precipitación relativamente pobre que favorece a la pureza de los bosques de Lenga. Condiciones de baja o nula precipitación en largos períodos de verano, primavera y otoño, determinan el desarrollo de bosques puros de algunas especies en la región mediterránea de Chile, como los bosques de Hualo o *Nothofagus glauca* y los de Roble o *Nothofagus obliqua* propios del tipo forestal Roble-Hualo en la misma región (Donoso, 1981 b).

Bosques puros determinados por restricciones edáficas ocurren en los casos de *Austrocedrus chilensis* o Ciprés de la Cordillera, y también en *Fitzroya cupressoides* y *Araucaria araucana*, aun cuando las restricciones de tipo climático también están implícitas en estos casos (Donoso, 1981 b).

b) La destrucción de bosques derivada de catástrofes naturales, como incendios forestales, deslizamientos de tierra, avalanchas de nieve, o erupciones volcánicas, determina la invasión y colonización del área por especies pioneras; con mucha frecuencia la especie pionera en un área determinada es una sola, lo que da origen a bosques puros, por lo menos en las primeras etapas de desarrollo, porque posteriormente ingresan otras especies de tipo tolerante a la sombra. Estos bosques jóvenes, generalmente puros, se llaman *renovales* en Chile. Las especies que con mayor frecuencia constituyen renovales puros son *Nothofagus dombeyi, Nothofagus alpina, Nothofagus obliqua, Drimys winteri* y *Embothrium coccineum.* Estos renovales o bosques de segundo crecimiento pueden tener su origen en semillas (bosques de *monte alto*), o pueden derivar de reproducción vegetativa, a partir de los tocones que quedaron después de un incendio o de una tala efectuada por el hombre *(monte bajo)*, o pueden originarse de una combinación de ambas cosas *(monte medio)*. De estos dos últimos tipos son generalmente los renovales de Roble y Raulí.

c) Algunas especies tolerantes agresivas, cuando logran mantenerse en el área porque no hay intervenciones humanas, terminan por ser las únicas capaces de regenerar con la baja intensidad luminosa imperante, formando de esa manera bosques puros. Algunos rodales del subtipo forestal Olivillo costero *(Aextoxicon punctatum)* y algunos relictos de esta especie, como los bosques de neblina de Alto Santa Inés en Pichidangui tienen esas características.

ASPECTOS BIOLÓGICOS Y ECONÓMICOS DE LOS RODALES PUROS Y MIXTOS

En términos generales, existe la tendencia a atribuir ventajas desde el punto de vista biológico a los rodales mixtos o mezclados sobre los puros (Baker, 1950; Daniel *et al.*, 1982).

Los aspectos biológicos que se consideran al comparar ambos tipos de rodales son los siguientes:

Utilización del sitio. Es posible que los rodales puros no utilicen en buena forma el sitio. Si las copas de los árboles son abiertas y angostas, pueden dejar muchos espacios por donde penetra la luz, que se pierde para efectos del crecimiento de los árboles y puede ser aprovechada en cambio para el desarrollo de vegetación arbustiva o herbácea competidora. Por otro lado, si la especie de un rodal puro posee raíces superficiales, lo que no es poco frecuente en las especies intolerantes, que generalmente constituyen estos rodales, estará aprovechando sólo una parte del perfil y las raíces de todos los individuos estarán compitiendo por ella.

Sin duda, la situación es al revés cuando se trata de rodales mixtos, pero siempre que las especies que se mezclan sean efectivamente complementarias en los aspectos señalados, lo que ocurre normalmente cuando se mezclan especies tolerantes con intolerantes. Las tolerantes cubrirán en ese caso los espacios entre intolerantes y aprovecharán esa luz, así como aquella luz difusa que se filtra a través de las copas abiertas de las intolerantes, para su propio desarrollo, sin competir por ella con las intolerantes. Por otra parte, las especies tolerantes tienen generalmente raíces profundas que no compiten con las raíces superficiales de las intolerantes, aprovechándose en forma más completa la profundidad del suelo.

Los rodales puros que son plantados en suelos pobres, suelen crecer bien en su juventud, pero a medida que crecen, su demanda de nutrientes sobre un mismo nivel del perfil del suelo se hace excesiva, disminuyendo fuertemente el crecimiento y produciéndose deterioro en los árboles. Especialmente los bosques puros de coníferas y, en particular, pináceas, experimentan una descomposición lenta en las acículas en el suelo, las que forman una capa gruesa semidescompuesta, en la que, junto con las hifas de hongos que proliferan en esas condiciones, se desarrolla una verdadera red que se seca fácilmente y que aporta pocos nutrientes a las raíces. Esta condición se ve especialmente favorecida en climas de bajas temperaturas. La mezcla con otras especies que ejercen otro tipo de demandas de nutrientes al suelo y cuya hojarasca se descompone rápidamente, mejoran las características del humus, aceleran la descomposición de las acículas de las coníferas y mejoran, consecuencialmente, el ciclo de nutrientes.

Efectos del viento. Las características señaladas de los rodales puros los hacen susceptibles a caídas masivas de árboles frente a vientos fuertes o temporales, las que son más posibles en suelos húmedos. El efecto del viento desarraigando un solo árbol puede multiplicarse por la caída de éste sobre otro que, a su vez, cae sobre un tercero y así sucesivamente. Estos efectos negativos del viento se verán atenuados con la mezcla con especies de raíces profundas.

Pestes y plagas. La continuidad de posibilidades de alimentación y sustrato que ofrece un bosque formado por una sola especie a los insectos y los hongos, permite que en él se propague fácilmente una infección fungosa o se produzca una explosión de una población de insectos. La experiencia europea indica que muchas epidemias, en especial de insectos, han sido promovidas por rodales puros que cubren grandes áreas y que los daños son mucho más intensos en este tipo de rodales (Baker, 1950). Lo mismo se ha demostrado en los bosques de Coníferas de Estados Unidos.

Esta característica negativa de los rodales puros se ve aumentada y adquiere su verdadera importancia cuando los bosques puros son llevados a la condición de monocultivos. El ejemplo de las plantaciones de *Pinus radiata* en Chile, que ha llegado actualmente a más de un millón de hectáreas que forman grandes masas continuas es claro. El Pino radiata o insigne, llegó y fue plantado en Chile, dejando atrás a sus enemigos naturales; sin embargo, ya en 1969 Billings y Holsten detectaron 30 insectos atacando a *P. radiata* (Tabla 2.4). En 1985 ingresó a Chile desde Argentina a través de la Cordillera de los Andes en el paralelo 41° latitud sur, tal como había sido anunciado (Billings y Holsten, 1969), la temida "polilla del brote" *(Rhyacionia buoliana)*, la que ya en 1990 está extendida por gran parte del área de dispersión de las plantaciones. Simultáneamente han surgido plagas de ratones nativos (Donoso, 1981; Murúa y Rodríguez, 1985), e incluso de palotes (Castro *et al.*, 1991) en la región del Maule, tipo de plaga que jamás se habría sospechado. Para el futuro se anuncia la llegada casi segura de la avispa taladradora *(Sirex noctilio)* que es terriblemente agresiva y dañina para la madera del pino. Todos ellos son peligros propios de los bosques puros y, en particular, del nefasto e imprevisor uso del monocultivo.

A pesar de las desventajas ecológicas que presentan con mucha frecuencia los rodales puros, se les atribuye a ellos varias ventajas que aquí calificaremos de financieras. Ellas, que se presentan en Baker (1950) y Daniel *et al.* (1982), se puntualizan también aquí.

- Toda un área forestal puede dedicarse a la especie más valiosa.
- La plantación y ordenación de los rodales es relativamente más simple y barata en relación con aquella de los rodales mixtos.
- Con una sola especie, la cosecha y la comercialización son más baratas y fáciles.
- Sin duda, por tratarse de una sola especie resulta muy simple su reproducción en el área. En este sentido, en los bosques mixtos es fácil obtener la reproducción de ciertas especies que se desean, pero es difícil asegurar la proporción que se quiere de cada especie.
- Los bosques puros de intolerantes, plantados a bajas densidades se prestan más para el silvopastoreo, debido a las mismas características de las especies.

Pero, además de las desventajas ecológicas se agregan otras que están ligadas con aspectos económicos y con las otras funciones del bosque, aparte de las de producción de madera, que son de indudable importancia social y económica.

Tabla 2.4 – Insectos que atacaban a *Pinus radiata* en Chile hasta 1969.

Familia	Especie	Follaje	Corteza interior	Ramas y Brotes	Raíces	Madera	Conos y Semillas
ISÓPTERA							
Kalotermitidae	– *Neotermes chilensis* Bl.					X	
	– *Cryptotermes brevis* W.					X	
	– *Reticulitermes ulitermes* Kol.					X	
HOMÓPTERA							
Adelgidae	– *Pinus barneri* Ann			X			
Afidae	– Afis			X			
COLEÓPTERA							
Elateridae	– *Crygmus sp.*				X		
	– *Pyrophorus ocellatus.* Germ.				X		
Buprestidae	– *Bruprestis novemmaculata* L.					X	
Anobiidae	– *Ernobius mollis* L.		X				
Scarabaeidae	– *Brachysternus sp.*				X		
	– *Hylamorpha elegans* (Burm)				X		
	– *Dryctomorphus binaculatus* Guer.				X		
	– *Phytholaema sp.*				X		
Cerambycidae	– *Ancistrotus cummingi* Hope					X	
	– *Callideriphus laetus* Bl.					X	
	– *Colebura alboplagiata* Bl.					X	
Curculionidae	– *Rhyephenes humeralis* (Guer)		X				
	– *Rhyephenes mallei* Gay et Sol.		X				
Scolytidae	– *Xyleborus saxeseni* Ratz.					X	
LEPIDÓPTERA							
Saturnidae	– *Catocephala rufosignata* Vlch.						
	– *Ormiscodes cinnamomea* Feisch.	X					
	– *Plythisana cinerescens* Ph.	X					
Noctuidae	– *Agrostis ypsilon* (Rott.)				X		
	– *Copitarsia naeniades* Butler				X		
	– *Euxoa sp.*						
Liparidae	– *Orgya antigua* L.				X		
Lasiocampidae	– *Macromphalia dedecora* (Feisth)	X					
Geometridae	– *Paragomia cinerea* Btle.						
Psychidae	– *Thanatopsyche chilensis* Ph.	X					

Fuente: Billings y Holsten (1972).

a) Los bosques puros carecen de flexibilidad frente a los cambios en la demanda y en los precios de los mercados. Los bosques mixtos responden con facilidad a los cambios en los mercados, puesto que si una especie pierde valor o interés en un mercado, es muy probable que otra distinta lo gane. Además, en los bosques mixtos es posible favorecer temporalmente a una especie que tiene mayor valor de mercado en ese período. Estas consideraciones son válidas principalmente para especies de calidad o valor secundario. Las especies de alto valor no lo pierden, como norma general, como es el caso de *Fitzroya cupressoides* o *Nothofagus alpina* entre las especies de Chile, aun cuando el tratamiento que tanto el Estado como los propietarios de bosques han dado a ambas no se concilia con esa aseveración. En realidad ello tiene otras explicaciones que no son técnicas, sino que están ligadas con falta de conocimiento de nuestras especies y con carencia de una política forestal inteligente respecto de los recursos forestales. En algunos casos se ha comprobado en Chile el efecto de cambio de mercados y de precios. En la década de 1980 hubo una seria crisis en el mercado argentino, muy importante entonces para la producción de madera aserrada de Pino insigne en el sur de Chile; rápidamente algunas empresas forestales lograron introducir en ese mismo mercado la madera aserrada de *Laurelia philippiana* y a mejor precio. Esta misma especie, que es muy abundante en los bosques del sur de Chile y que tradicionalmente ha sido muy poco apreciada y aun desechada, adquirió durante los últimos diez años gran importancia, principalmente porque tiene alta cotización en los mercados orientales, especialmente de Corea.

b) Cuando se trata de la utilización de otros valores del bosque, como la fauna silvestre, los bosques mixtos se adecuan más para mantener los hábitat ya existentes. Sin embargo, una ordenación del bosque que contemple áreas con bosques mixtos, áreas con bosques puros, otras con matorrales y con claros o sectores abiertos, abre aún más posibilidades a la vida silvestre, promoviendo el efecto de bordes (Clarke, 1963), porque suministra mayor variedad de alimentos y de hábitat o refugios.

c) Los bosques mixtos protegen más adecuadamente las cuencas hidrográficas y cursos de agua porque sus raíces diferentes y ubicadas a distintas profundidades mejoran las características estructurales y la porosidad del perfil y son capaces de retener mejor el agua y regular mejor su flujo en las cuencas.

d) Los valores estéticos o belleza del paisaje con fines de recreación se ven favorecidos con los bosques mixtos. Sin embargo, una mezcla con rodales puros es de gran atractivo.

e) El rendimiento de estos dos tipos de bosques es variable, dependiendo de sitios y de las especies de que se trate. La creencia general ha sido que los rodales puros son de rendimientos más altos, pero la información europea indica que con frecuencia puede ser más alto el rendimiento en un rodal mixto que en uno puro (Tabla 2.5).

Lamentablemente en los bosques chilenos no tenemos posibilidad de comparaciones adecuadas, porque los valores que se pudieran tener de rodales mixtos corresponden a bosques naturales sin manejo, que habría que compararlos con plantaciones puras.

Estructura de la vegetación

Una definición aceptada de estructura de la vegetación es aquella de Dansereau (1957), quien indica que es "la organización en el espacio de los individuos que forman un rodal (y por extensión un tipo de vegetación o asociación de plantas)". Existen diferentes interpretaciones en cuanto a los componentes de esta estructura; sin embargo, desde el punto de vista forestal es conveniente seguir a Kershaw (1973), quien distingue tres componentes de la estructura de la vegetación:

— Estructura vertical, que indica el ordenamiento de la vegetación en capas, estratos o dosales;
— Estructura horizontal, que se refiere a la distribución espacial de los individuos y de las especies en el plano horizontal o superficie del rodal; y
— Estructura cuantitativa, o abundancia de cada especie, que se puede expresar de distintas maneras, por ejemplo mediante la densidad o simple conteo de las plantas del rodal, o mediante el rendimiento o producción de un rodal a través del peso seco del material vegetal (Kershaw, 1973).

Tabla 2.5. – Comparación de rodales puros y mixtos de especies europeas en términos de volumen bruto y volumen aserrado.

Tipo de bosque	Volumen bruto (%)	Volumen aserrado (%)
Puro *Fagus sylvatica*	100	100
Mixto *Fagus sylvatica* – *Larix europaea*	103	131
Mixto *Larix europaea* – *Fagus sylvatica*	117	142
Puro *Picea sp*	104	154

Fuente: Daniel *et al.* (1982).

A) ESTRUCTURA VERTICAL O ESTRATIFICACIÓN DE LA VEGETACIÓN

Ante la observación simple de un bosque o de otra comunidad vegetal cualquiera, resalta en forma clara, especialmente si es posible comparar dos comunidades distintas, la *altura* de las plantas como una característica diferencial. Distintas comunidades mostrarán diferentes alturas de sus especies o individuos componentes, de modo que ellas se ordenarán, se estratificarán generalmente en dos o varios estratos. Incluso las praderas están constituidas por diferentes especies ubicadas a distintas alturas; con mayor claridad es también así en un matorral.

El bosque más simple, como es una plantación con todos los árboles de aproximadamente el mismo tamaño, contiene por lo menos dos estratos, uno herbáceo al nivel del suelo, y otro formado por el estrato o dosel superior de los árboles. Más común es que la estratificación sea más complicada y presente varios estratos, con uno formado por musgos, hierbas y plántulas, otro constituido por plantas jóvenes o brinzales y diferentes tipos de arbustos y finalmente otro constituido por árboles. Sin duda cada uno de estos estratos o doseles se pueden subdividir en dos o en más, pudiéndose llegar incluso a un continuo de estratos representados por distintas especies o distintos tipos de tolerancia de ellas a la sombra, como ocurre en bosques multiespecíficos como los tropicales, y los templados siempreverdes del sur de Chile.

Las especies se ordenan a lo largo de un gradiente vertical en que la intensidad luminosa disminuye desde la parte más alta y expuesta a pleno sol del dosel superior, hacia los niveles inferiores y hasta el suelo (Figura 2.5). La disminución de la intensidad luminosa se debe a la absorción de la luz por las plantas; la luz que impacta a las superficies del dosel superior puede absorber y dispersar más de la mitad de la energía solar (Whittaker, 1975). Los árboles de menos edad de alguna de las especies que alcanzan el dosel superior o algunos de otras especies tolerantes a la sombra que no alcanzan mayor altura, se ubican en estratos intermedios y reciben parte de la luz que alcanza y es dispersada por el dosel superior. Menos del 10% de la luz solar que alcanza el dosel superior penetra a través de éste y del estrato de árboles intermedio, llegando a niveles inferiores en forma de luz difusa, la que es ocupada eficientemente por las especies arbustivas y plantas jóvenes y brinzales de los árboles tolerantes. Naturalmente, la intensidad de la luz que logra llegar al piso del bosque es muy baja, pudiendo corresponder al 1 a 5% de la luz a pleno sol, o incluso menos en bosques muy densos, intensidad suficiente para que muchas hierbas y musgos puedan cumplir sus ciclos vitales y para que plántulas de algunas especies forestales puedan germinar y establecerse.

La humedad relativa, al contrario que la luz, aumenta desde el dosel superior hasta el piso del bosque debido principalmente al suministro proporcionado por la transpiración de la vegetación hacia el interior del bosque, y a la evaporación del agua desde el suelo (Donoso, 1981 a) (Figura 2.5). También la temperatura experimenta una variación desde las copas hasta el piso del bosque, que tiene cierta relación con la variación de la intensidad luminosa pero con mayores fluctuaciones (Donoso, 1981a) (Figura 2.5).

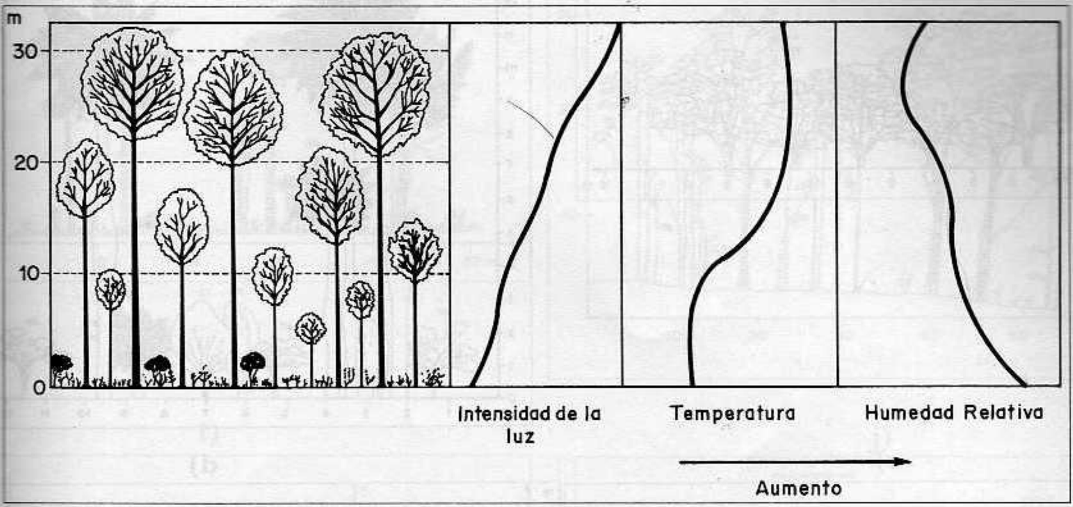
La estructura vertical de un bosque se representa gráficamente mediante diagramas conocidos como perfiles verticales del rodal o bosque. El perfil vertical consiste en una representación pictórica a escala de una faja angosta del rodal que debe ser representativa del bosque cuya estructura vertical se quiere describir o analizar (Figura 2.5). Puede ser más o menos detallado y exacto en función de la variabilidad y diversidad de la comunidad y de los objetivos del estudio. En bosques complejos, de varias especies y varios estratos, es recomendable usar un ancho del perfil de unos 50 a 60 metros, pero en bosques simples se pueden utilizar anchos de 20 ó 30 metros. Aunque el gráfico es en dos dimensiones, se debe considerar una profundidad de unos 6 a 8 metros, dependiendo del tamaño y espaciamiento de los árboles mayores. Para representar adecuadamente la estratificación del bosque se recomienda utilizar una huincha de distancia o cuerda graduada para medir los distanciamientos y diámetros y las coberturas de las copas. Las alturas de los árboles y arbustos se representan en una escala vertical que sea proporcional con la escala horizontal; también se mide y representa la altura del fuste hasta el inicio de la copa (Kershaw, 1973; Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Si se requiere, es posible representar a la flora de lianas y de epífitas propias de algunos bosques. El 22% de la superficie terrestre de nuestro planeta está cubierto de bosques, de los cuales un 50% corresponde a bosques tropicales esencialmente constituidos por latifoliadas, un 35% a bosques esencialmente de coníferas y sólo un 15% a bosques templados esencialmente constituidos por latifoliadas. Esta gran clasificación de los bosques del mundo es, obviamente, muy general y dentro de cada uno de ellos existe una gran variabilidad que permite efectuar subclasificaciones muy diversas. Una de las últimas es la de Ellenberg y Mueller-Dombois (1967), de carácter fisionómico-ecológico, revisada por Mueller-Dombois y Ellenberg (1974). El bosque tropical, caracterizado estructuralmente por su condición de multiespecífico y multiestratificado, con algunos grandes individuos que sobresalen de un dosel superior y que se conocen como "emergentes" (estrato A), con dos estratos B y C, de árboles de menor tamaño, un estrato D arbustivo y un estrato E formado por el piso forestal, se representa a través de un perfil en la Figura 2.6.

Una buena muestra de la variación de los grandes grupos de bosques de coníferas y templados de latifoliadas se encuentra en los 12 tipos forestales de Chile que se representan a través de algunos perfiles verticales en la Figura 2.7.

La estratificación del bosque no sólo se produce en relación con la parte aérea de los árboles. También se produce una estratificación de las raíces dentro del suelo, de la cual poco se conoce debido a la dificultad para realizar ese tipo de estudios en terreno. Sin embargo, puede ser de gran valor ecológico y silvicultural para comprender mejor las relaciones entre las distintas especies de la comunidad.

A la estructura vertical del bosque, asociada con gradientes de los factores del clima que determinan pequeños microclimas, responden también diferentes especies de animales,

Fig. 2.5. – *Variación de la intensidad luminosa, de la temperatura y de la humedad relativa en función de la estratificación o estructura vertical del bosque.(Modificado de Donoso 1981a).*


m
30
20
10
0
Intensidad de la luz
Temperatura
Humedad Relativa
Aumento

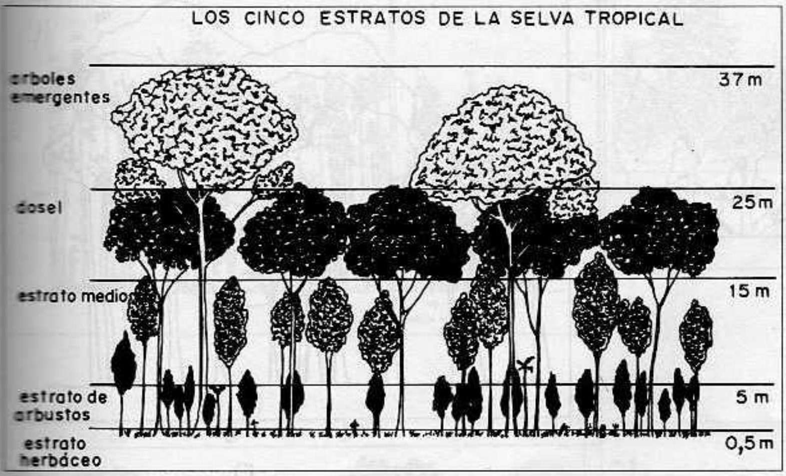

LOS CINCO ESTRATOS DE LA SELVA TROPICAL
árboles emergentes
37 m
dosel
25m
estrato medio
15 m
estrato de arbustos
5 m
estrato herbáceo
0,5 m

Fig. 2.6. – *Perfil vertical de un bosque tropical. (Readers Digest, 1977).*

ocupando distintos niveles o estratos de la vegetación. Un perfil del bosque desde lo más profundo alcanzado por las raíces hasta lo alto de la copa de los árboles mayores, permitirá encontrar una cantidad de animales diferentes en cada nivel.

En distintas profundidades del suelo, en los bosques del centro y sur de Chile, se encontrarán asociados a la rizósfera principalmente, una gran cantidad de arácnidos, insectos, lombrices, nemátodos y microorganismos. Especialmente abundante es la fauna de invertebrados que se desarrolla en los horizontes superficiales del suelo, ricos en materia orgánica (Donoso 1981 a, pág. 290 a 292). Algunos mamíferos son también abundantes en estos niveles y hasta cierta profundidad del suelo, donde construyen sus madrigueras; en este grupo están algunos roedores, gran parte de los cuales habitan en los troncos en proceso de descomposición caídos en el suelo.

En el piso del bosque y en el dosel de arbustos viven fundamentalmente algunas aves que se alimentan de semillas y de pequeños invertebrados; entre ellas destacan los Rynocryptidos, Chucao *(Scelorchilus rubecula rubecula)*, Huet-huet o Gallereta *(Pteroptochos tarnii* (tarnii)), Churrín o Patrás-patrás *(Scytalopus magellanicus* (magellanicus))y otras especies como el Colilarga *(Sylviorthorhychus desmurii)*. También se encuentran aquí batracios, entre los que es muy común la Ranita de Darwin *(Rinoderma darwinii)*.

En los niveles medios, particularmente en el espacio de troncos y sobre los troncos mismos y ramas inferiores habitan algunas aves que se alimentan de insectos de la corteza y generalmente construyen sus nidos en huecos de troncos secos y árboles muertos; de ese tipo son el Rayadito *(Aphrastura spinicauda spinicauda)*, el Comesebo *(Pygarrhichas albo-gularis)*, el Carpintero Chico *(Dendrocopos lignarius)* y eventualmente el Pitío *(Colaptes pitius pitius)* y el Carpintero Grande *(Campephilus magellanicus)*. El Picaflor *(Sephanoides sephanoides)* y el migrador Fío-fío *(Elaenia albiceps chilensis)* buscan su alimento y construyen sus hermosos nidos en quilas y arbustos de los niveles arbustivos del bosque. En estos niveles suele encontrarse también el marsupial Monito del Monte *(Dromiciops australis)* y algunos roedores y reptiles, especialmente pequeños lagartos o lagartijas.

Las copas iluminadas de los árboles son visitadas con frecuencia por aves que acuden a ellas en busca del alimento que proporcionan los frutos en diversos períodos del año; las Torcazas *(Columba araucana)* se encuentran allí gran parte del año en busca de los frutos de *Persea lingue* y de las numerosas mirtáceas del bosque, los choroyes y catitas *(Enicognathus leptorhyrchus* y *Micrositlace ferruginea)* son frecuentes visitantes en busca de semillas de los *Nothofagus* y de *Araucaria araucana*; el Zorzal *(Turdus falklandii)* es un frecuente habitante de los niveles medios y altos del bosque y ocasionalmente del piso en los sectores abiertos y claros, a los que acude en busca de lombrices, insectos y frutos y también de lugares para la nidificación (Figura 2.8).

Muchos mamíferos y aves habitan o visitan estos bosques en sus diferentes estratos en búsqueda de los frutos de los árboles y arbustos. Un primer estudio de estos animales y sus interacciones con las plantas es aquel realizado para los bosques esclerófilos de Chile Mediterráneo y los bosques húmedos de Chiloé por Armesto *et al.* (1987).

Clasificación de bosques en función de su distribución de edades.

Al hacer referencia a la altura de los árboles, se asocia de inmediato la idea de la edad de ellos; de allí que la estratificación vertical en el bosque, tenga un cierto grado de relación con las edades de los árboles que lo componen; por lo tanto, conviene referirse a la estructura de edades de una población o de una comunidad forestal antes de continuar en el tema de análisis estructural de las comunidades forestales.

Desde el punto de vista de la distribución de edades o clases de edad de que se componen los rodales, éstos pueden clasificarse en *coetáneos* o de edad uniforme y *multietáneos,* también llamados estos últimos *heteroetáneos* o *disetáneos,* o de edad no uniforme. Un rodal coetáneo es aquel en que todos los árboles son de aproximadamente la misma edad, en tanto que un rodal multietáneo es aquel compuesto, teóricamente, por individuos de todas las edades.

Los rodales coetáneos más comunes y realmente formados por árboles de la misma edad son las plantaciones, en las que todos los árboles fueron plantados al mismo tiempo, exceptuados algunos de replante, que pueden ser uno, dos o tres años menores, dependiendo de la tasa de crecimiento de la especie. Los rodales coetáneos naturales poseen un rango de edades que es variable en función de la velocidad de crecimiento y de la longevidad de la especie en cuestión. De acuerdo con Daniel *et al.* (1982), se pueden considerar como coetáneos rodales que presentan un rango de edades que representa el 20% del tiempo de

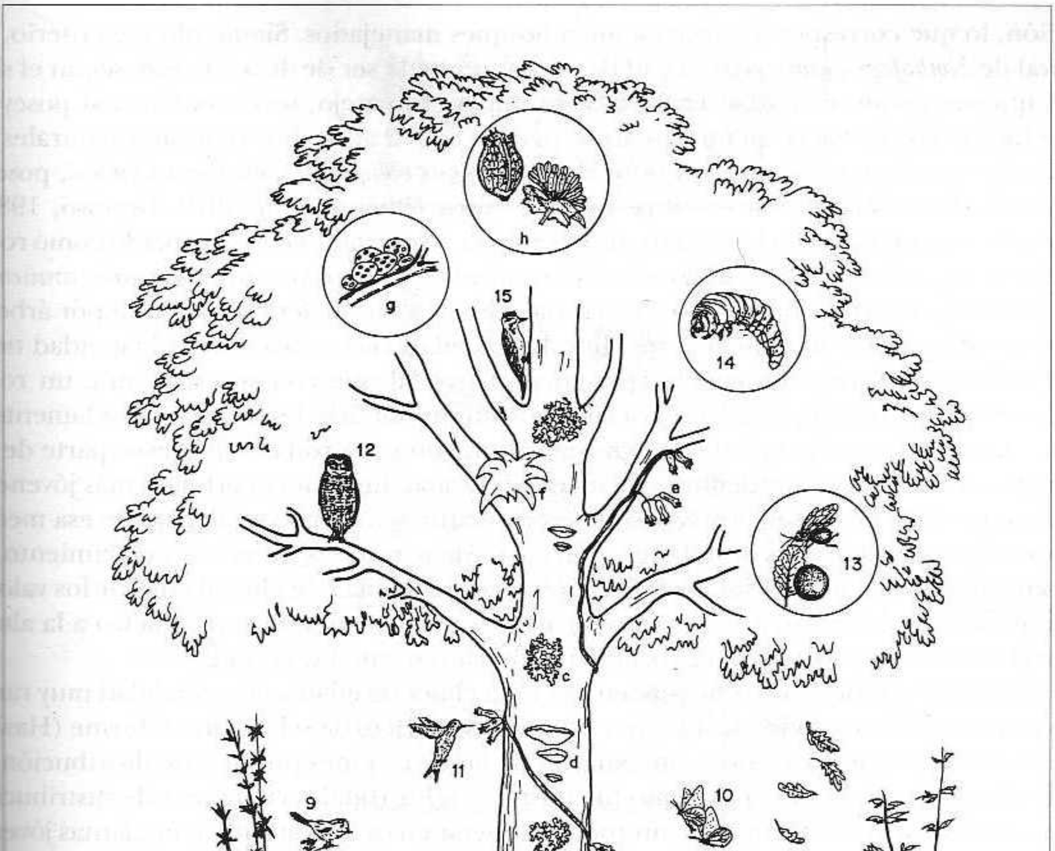


Fig. 2.8. – *Perfil vertical de un bosque del sur de Chile mostrando la fauna y flora asociada a los diferentes estratos de su estructura vertical aérea y el interior del suelo.*

Fauna: *1) Lombriz de tierra y gusanos blancos; 2) Larva de insecto y ácaro; 3) Protozoos del suelo; 4) Pudú; 5) Caracol; 6) Roedor; 7) Rana de Darwin; 8) Chucao; 9) Fío-Fío (nido); 10) Mariposas; 11) Picaflor; 12) Buho; 13) Agallas provocadas por picaduras de insectos; 14) Larva follaje; 15) Pájaro carpintero.*

Flora: *a) Hongos del suelo (hifas); b) Hongo (cuerpo fructífero); c) Líquenes; d) Oreja de palo (hongo); e) Enredadera o liana; f) Poe o Chupalla (epífita); g) Hongos, digüeñes (hemiparásitos); h) Flores y frutos de Nothofagus (Dibujo de Mauro González).*

rotación, lo que corresponde obviamente a bosques manejados. Siguiendo ese criterio, un renoval de *Nothofagus alpina* cuya edad de rotación puede ser de 40 a 60 años, según el sitio en el que se ubique y la edad en la cual se inició el manejo, sería coetáneo si poseyera individuos con diferencias dentro de un rango de 8 a 12 años. Los renovales naturales no manejados de esa especie, así como los de *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus dombeyi*, poseen rangos de diferencias similares entre sus miembros (Puente *et al.* 1979, Donoso, 1989), pudiendo extenderse hasta los 20 años de diferencia, lo que también es aceptado como rodal coetáneo por Baker (1950). Bajo el mismo criterio, un bosque de *Araucaria araucana*, suponiéndole una rotación de 400 años, sería coetáneo si estuviera constituido por árboles hasta con 80 años de diferencia entre ellos. En realidad la condición de coetaneidad tiene en la práctica más relación con la apariencia del rodal que con su estructura; un rodal coetáneo posee un dosel regular, es decir, constituido por árboles de aproximadamente el mismo tamaño y principalmente de la misma altura; en estos rodales, la mayor parte de los diámetros se encuentra alrededor de la media del rodal; unos pocos árboles, más jóvenes o que han quedado atrás por problemas de crecimiento, se ubican por debajo de esa media, mientras que otra porción de árboles, por las mismas razones de edad o crecimiento, se encuentran por encima del valor medio. Como consecuencia de ello, al colocar los valores en un gráfico de la densidad o número de árboles por hectárea-Dap (Diámetro a la altura del pecho = 1,30 m) resulta una curva de distribución normal (Figura 2.9).

Los rodales multietáneos que poseen todas las clases de edad son en realidad muy raros, salvo en casos de bosques manejados por un método estricto de selección uniforme (Hawley y Smith, 1972). Ellos constituyen un extremo de las situaciones posibles de distribución de edades, mientras que el otro extremo lo constituyen los rodales coetáneos de distribución perfectamente normal. El dosel de un rodal multietáneo es discontinuo con plantas jóvenes o brinzales que, generalmente, constituyen el grupo más abundante, y plantas de todas las edades en números variables, destacando que el número menor de individuos está normalmente formado por los árboles de mayor edad y tamaño. En un rodal multietáneo perfecto o equilibrado, las clases de edad disminuyen en forma perfectamente gradual desde un gran número de brinzales hasta un escaso número de los árboles mayores en tamaño y edad, constituyendo una curva del tipo exponencial o J invertida, que cuando se grafica en papel semilogarítmico, entrega una línea recta (Figura 2.9 B). Considerando a la apariencia del rodal como un mejor criterio que la edad para clasificarlo en cuanto a su distribución de clases de edad, se produce el caso que un rodal con un rango de 1 a 50 años de edad de cualquier especie, aparece como típicamente multietáneo, mientras que un rodal con individuos entre 200 y 250 años, a pesar de tener el mismo rango de diferencias de edades que el anterior, va a tener una apariencia típicamente coetánea (Figura 2.9).

Entre las dos situaciones típicas de rodales coetáneos y multietáneos existe una gama completa de tipos de bosques, algunos de los cuales son relativamente frecuentes y pueden caracterizarse e identificarse con un nombre (Figura 2.9).

Los *rodales en estratos* (Figura 2.9 C) presentan dos o más niveles o estratos de árboles. Puede originarse este tipo de bosque como consecuencia de la apertura del dosel por caída natural o catastrófica de árboles viejos que permiten la entrada de luz y, por consiguiente, la regeneración de individuos de la misma especie, como suele encontrarse en los bosques de *Nothofagus pumilio*. También puede producirse este tipo de estructura de edades o tamaños en rodales dominados por especies intolerantes bajo las cuales se establece una regeneración masiva de tolerantes. Esta última situación se encuentra, por ejemplo, en bosques de *Weinmannia trichosperma*, bajo los cuales se establece *Drimys winteri*, eventualmente *Podocarpus nubigena;* también es corriente encontrarla en bosques de *Nothofagus* con uno

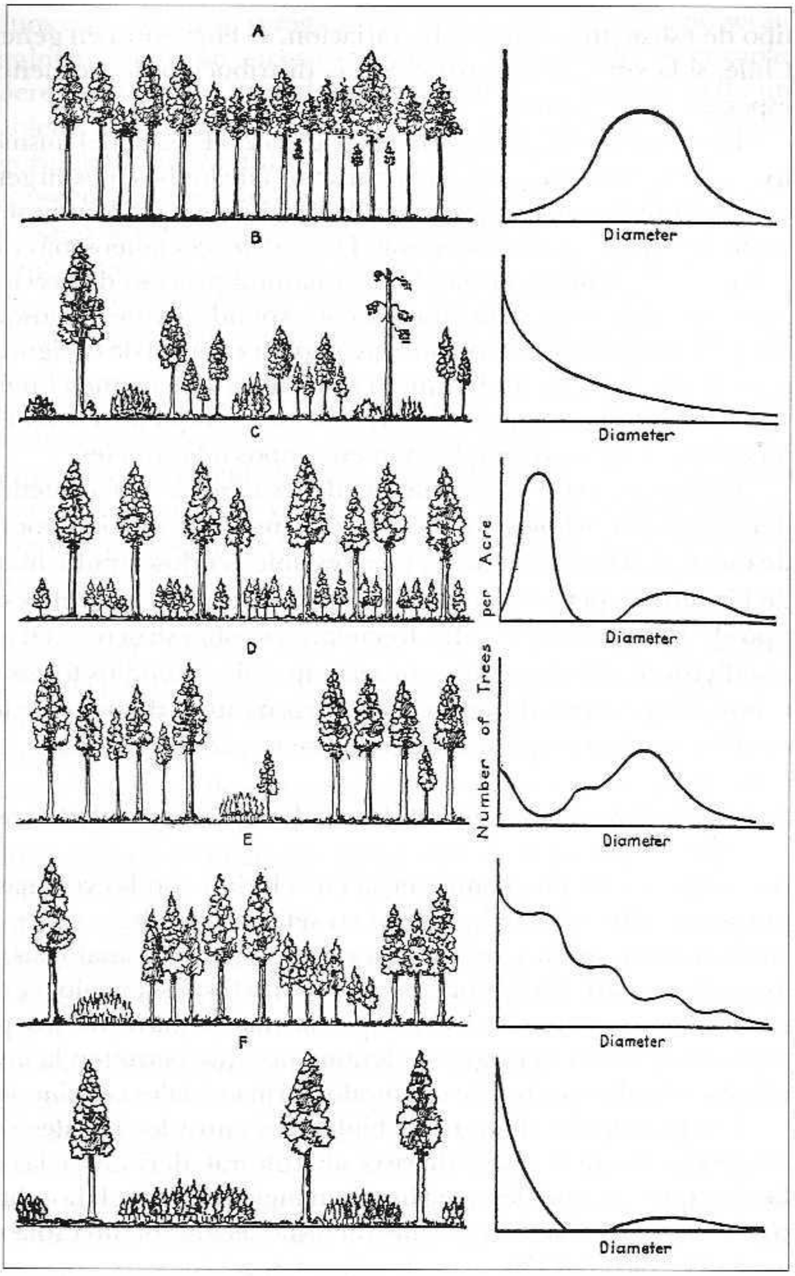


Fig. 2.9. – *Apariencias y gráficos de distribución diamétrica de rodales coetáneos y multietáneos y otras formas intermedias.* A. *Coetáneos,* B. *Multietáneos,* C. *Rodal en estratos,* D. *Multietáneo irregular,* E. *Bosquetes coetáneos,* F. *Rodal con semilleros de reserva (Según Baker, 1950).*

o dos estratos inferiores constituidos por especies tolerantes como *Laurelia philippiana* o *Laurelia sempervirens, Persea lingue* y *Aextoxicon punctatum.* Esta estructura corresponde también a regeneración promovida a través del método silvicultural de protección o cortas sucesivas pie a pie.

La estructura de los *rodales multietáneos irregulares* (Figura 2.9 D) es muy común en los bosques naturales que no han tenido alteración. Puede ser producto de bosques coetáneos de una especie intolerante, en que la regeneración se establece en claros producidos por la muerte y caída de uno o más árboles mayores; este caso puede ser muy característico en bosques de *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus glauca,* así como en bosques maduros originados de renovales de *Nothofagus dombeyi, Nothofagus alpina* o *Nothofagus obliqua.* Sin embargo, este tipo de estructura, con mucha variación, se encuentra en general en los bosques nativos en Chile, si la curva se construye con la distribución de frecuencia de diámetros de todas las especies en conjunto.

Los *rodales de bosquetes coetáneos* (Figura 2.9 E) son, del mismo modo que los multietáneos irregulares, muy comunes en la estructura de los bosques vírgenes. Los bosquetes coetáneos corresponden a diferentes clases de edad en que cada una se ha originado mediante una onda de regeneraciones sucesivas. Los rodales coetáneos más viejos tienen menos individuos porque éstos han experimentado el natural proceso de crecimiento y mortalidad. De este modo se forma una estructura que corresponde a la de un bosque multietáneo muy próximo al equilibrio, pero no estrictamente regular como el de la Figura 2.9 B. Esta última estructura sería la que tomaría un bosque si se manejara mediante el método de selección uniforme, mientras que la estructura de rodales en bosquetes coetáneos sería aquella de bosques mediante el método de selección en grupos o bosquetes.

Los bosques con una estructura de *semilleros de reserva* pueden ser producto de aplicación del método de árboles semilleros; aplicando este método podría producirse una estructura de este tipo si la regeneración fuera estableciéndose gradualmente, conformando una curva de J invertida, pero más consistente con el método sería el desarrollo de una estructura del tipo de la Figura 2.9 C. Más frecuente es esta estructura cuando quedan algunos árboles semilleros de reserva, como consecuencia de incendios forestales, de temporales de viento u otros fenómenos de tipo catastrófico natural, después de los cuales la regeneración se establece en forma gradual en un número variable de años.

Aspectos biológicos y económicos de los rodales coetáneos y multietáneos.

Así como ocurre una controversia en relación con las ventajas y desventajas de los rodales puros y mixtos, sucede lo mismo en relación con los rodales coetáneos y multietáneos. Al analizar estos últimos, se tiende a establecer ciertas analogías entre los rodales coetáneos y los puros y entre los multietáneos y los mixtos. Esta analogía no es extraña en cuanto a los rodales puros y coetáneos, porque la mayor parte de los primeros que ocurren en la naturaleza tienen su origen en fenómenos que permiten la invasión masiva de un área por una especie de luz que, de ese modo, forma rodales coetáneos y puros.

Las principales diferencias biológicas entre los rodales coetáneos y los multietáneos, analizadas desde el punto de vista silvicultural, derivan de las características del dosel y del hecho que los rodales coetáneos manejados por el hombre, generalmente deben ser cortados a tala rasa para ser luego reestablecidos de una sola vez, cuando han llegado a su madurez (Baker, 1950).

El dosel de los rodales coetáneos es muy uniforme o regular, presentando todos los árboles copas de tamaños y formas similares, generalmente pequeñas y concentradas en la punta de árboles delgados (Figura 2.9 A). Debido a esta característica, los árboles de estos rodales son poco resistentes al viento, especialmente en aquellas especies de raíces superficiales. Por ello deben ser cortados mediante talas rasas, salvo que se tomen precauciones especiales mediante variantes en el método de corta, para evitar la caída de árboles. Por el contrario, los bosques multietáneos presentan doseles irregulares, con copas de diferentes tamaños dependiendo de la luz lateral que llega sobre ellas; de este modo se desarrollan árboles con fustes gruesos y firmes y la irregularidad del dosel protege contra los vientos fuertes.

En los rodales coetáneos, constituidos generalmente por especies intolerantes, los árboles pequeños son individuos que quedaron rezagados en el crecimiento y que no serán capaces de reaccionar y generalmente morirán; en estos rodales la regeneración no es capaz de establecerse porque requiere luz y sólo lo hace después de una corta o después de un fenómeno natural que deja abierta el área o parte de ella lo suficientemente grande como para que las semillas logren germinar y las plántulas establecerse.

Los rodales multietáneos poseen, por el contrario, individuos de distintas clases de edad, lo que implica que la regeneración se está estableciendo permanentemente o en oleadas, bajo las copas de los árboles mayores o en los claros producidos por caída de uno o más árboles. Ello significa que las especies constitutivas, por lo menos aquellas que son capaces de regenerar bajo el dosel o en pequeños claros, son tolerantes o medianamente tolerantes a la sombra.

Las desventajas biológicas de bosques coetáneos respecto de los multietáneos son más bien atribuibles al método de corta de tala rasa que se aplica generalmente sobre ellos para que más tarde persista su condición de coetaneidad, que a esa condición. El método significa un período de deforestación cuyo efecto negativo variará según las características climáticas, topográficas, del suelo y del tipo de vegetación del área. En líneas generales puede decirse que se producen los siguientes efectos negativos:

— El piso del bosque queda expuesto a fuerte insolación y evaporación, lo que origina cambios y destrucción de buena parte de la microflora y microfauna. Estos cambios, que pueden ser favorables en hábitat muy fríos, donde el material orgánico se descompone con dificultad, no son deseables en la mayor parte de los casos.
— La materia orgánica del piso forestal se deseca extremadamente y, dependiendo de la topografía y de la precipitación, puede fácilmente escurrirse y perderse del sitio.
— Como consecuencia de los fenómenos señalados, el sitio queda expuesto a compactación y a erosión.
— El área descubierta puede ser invadida rápidamente por pastos, hierbas, helechos, especies de las bambúceas *Chusquea,* especies arbustivas o arbóreas no deseables que no dejan germinar y establecerse a las especies forestales o que compiten severamente con ellas.
— La acumulación de desechos y el desecamiento puede dar origen a peligrosos incendios.
— Algunos insectos pueden desarrollarse en los desechos y en los tocones, aumentar considerablemente sus poblaciones y luego atacar a la regeneración.

Es indudable que los problemas señalados atribuibles a tala rasa como método para cortar un bosque y regenerar otro de tipo coetáneo, son plenamente corregibles utilizando métodos adecuados en función de las variables del sitio y de la vegetación. Esos métodos pueden ser los de protección y sus variantes o algunas variantes del método de tala rasa (Hawley y Smith, 1972).

Desde el punto de vista económico, una interesante discusión, especialmente aplicable al caso de Estados Unidos, se puede leer en Daniel *et al.* (1982). De esa discusión se puede desprender que no es posible determinar tajantemente que un tipo de rodal tenga ventajas económicas sobre otro; ello dependerá de las características de las especies, de las condiciones medioambientales y de las posibilidades de mercados.

Las ventajas financieras más bien que económicas que se atribuyen a los rodales coetáneos están relacionadas principalmente con las facilidades que otorga la reforestación y el método de tala rasa, y necesariamente tienen que referirse a especies intolerantes. Siguiendo a Daniel *et al.* (1982), esas ventajas pueden puntualizarse como sigue:

— Es fácil formar, ordenar e inventariar este tipo de rodales.
— La reforestación y la consiguiente posibilidad de aplicar mejoramiento genético permiten aumentar y uniformar la velocidad de crecimiento, obteniendo de ese modo árboles de tamaños uniformes y rotaciones más cortas.
— Por la misma razón, se hace fácil realizar cortas intermedias, en especial raleos, en forma masiva y uniforme y obtener trozos de alta calidad.
— Las características de los rodales obtenidos y la tala rasa permiten lograr altos volúmenes de madera, sin que se produzca daño a los árboles o rodales remanentes.

Este mismo tipo de rodales y de práctica silvícola puede tener también algunas desventajas, financieras y económicas, que se enumeran:

— En algunas situaciones los costos de reforestación, por efectos de limpias sucesivas del área, pueden ser muy altos.
— En algunos casos se requieren raleos no comerciales, como parte del correcto manejo silvicultural.
— Si no son necesarios raleos comerciales, no se obtienen ingresos del rodal hasta el término de la rotación.

Éstas son desventajas relativamente incorporadas por los técnicos forestales y las empresas en relación con este tipo de bosques coetáneos obtenidos mediante cortas a tala rasa y reforestación, pero existen otros elementos que deben incorporarse a la discusión y que deben pasar a ser de primera importancia en la toma de decisiones y en la acción de los ingenieros y técnicos forestales. En primer lugar, muchos de los problemas o desventajas de los rodales coetáneos no derivan de su condición de tales, sino que generalmente del tipo de corta a tala rasa que normalmente se asocia a ellos y a su condición también muy común de bosques puros. Como ya se indicó, la aplicación del método común de tala rasa no es condición necesaria para lograr bosques coetáneos; ello se obtiene también con métodos de protección pie a pie y en fajas sucesivas o alternas y también con variantes del método de tala rasa, particularmente talas rasas en fajas angostas (Hawley y Smith, 1972). La mezcla de especies puede producir bosques coetáneos o multietáneos y gran parte de las desventajas biológicas señaladas se superan en gran medida con la mezcla. Además, los valores derivados de las otras funciones del bosque enumeradas en la introducción se satisfacen más plenamente con mezcla de especies y aplicando otros métodos distintos de la tala rasa común, como los señalados. Principalmente es válido esto para la mantención de los valores estéticos y recreativos, la mantención del hábitat de vida silvestre y la mantención de laderas, suelos y cursos de agua.

La creación y mantención de bosques multietáneos es silviculturalmente más complicada, pero indudablemente tiene más ventajas biológicas. Las desventajas son principalmente de tipo financiero, relacionadas con mayores costos de explotación, mayores costos de manejo y de administración, debido a la necesidad de marcaciones individuales de árboles, cuidados especiales con la regeneración durante la explotación, mayores costos de mantención de una amplia red caminera. Además, hay dificultades técnicas en el sentido que el mejoramiento genético y la producción de trozos y madera de alta calidad, así como la regulación del crecimiento, se hacen más difíciles que en bosques coetáneos. Un listado de las ventajas y desventajas de este tipo de estructura de edades de los bosques se encuentra en Daniel *et al.* (1982).

Sin embargo, es importante destacar que estos tipos de bosques, que son comunes en forma natural, en relación con el manejo silvicultural, son sólo propios de especies o condiciones especiales de medioambiente, donde es necesaria la mantención de la multietaneidad y métodos de selección. Es decir, el problema no es una disyuntiva entre bosques coetáneos o multietáneos; cada tipo existe en la naturaleza y forman parte de su dinámica y funcionamiento; el hombre, el silvicultor, adecua los métodos silviculturales de corta y regeneración en función de las características ecológicas de las especies, de las condiciones y permisibilidad del sitio o hábitat y de los objetivos que se plantean el técnico, el propietario y la sociedad.

En los distintos tipos de bosque de Chile, lo señalado se puede ejemplarizar con facilidad. Así por ejemplo, las características de los bosques de *Nothofagus pumilio* hacen que sean comunes de ellos los rodales coetáneos en forma natural; las características de su hábitat y de la especie misma determinan que es conveniente la mantención de su coetaneidad mediante la aplicación de métodos de protección (Schmidt y Urzúa, 1982; Puente y Peñaloza, 1979). Los renovales de *Nothofagus obliqua* o *Nothofagus alpina* también se encuentran naturalmente como bosques coetáneos y sus características ecológicas y medioambientales recomiendan métodos que pueden variar desde talas rasas en fajas a talas rasas en bosquetes o protección en fajas, con regeneración natural o plantación.

Los complejos bosques multiespecíficos del tipo forestal siempreverde son característicamente multietáneos. Debido a las características de la mayor parte de sus especies componentes y a las condiciones topográficas, de suelo y de clima, no se ve otra forma clara de manejo con objetivos de producción que no sea la conversión de esos bosques a rodales coetáneos simplificados a menos especies, a través de métodos de tala rasa o de protección en fajas, u otras variantes similares dependiendo de las especies que se quieran favorecer (Donoso 1989b). Los bosques de Alerce y de Araucaria forman generalmente rodales multietáneos o esporádicamente coetáneos; sus especiales características como especies hacen necesario que, ante una eventual aplicación de silvicultura a ellos, ésta deba hacerse a través de métodos de selección (Puente, 1980; Donoso *et al.*, 1990b).

Clasificación de los árboles en función de las clases de copas

La altura de los árboles está generalmente relacionada con el tamaño y vigor que adquieren sus copas y ambas están también relacionadas con los diámetros que alcanzan los árboles. Estas características de los árboles son muy dependientes de la calidad genética inherente a cada individuo, pero también de las relaciones espaciales que él tiene con sus vecinos. El desarrollo de la copa y la altura de los árboles de un rodal permiten efectuar clasificaciones de los árboles que indican su posición relativa dentro del dosel de copas.

Existen varias clasificaciones tanto para rodales coetáneos como multietáneos; ellas se discuten ampliamente en los trabajos de Baker (1950) y Daniel *et al.* (1982). Hasta hoy en Chile sólo se utiliza la clasificación de Kraft, desarrollada para bosques coetáneos y que con variantes se usa en diferentes trabajos en bosques multietáneos.

La clasificación en cinco clases de copas utilizada en Estados Unidos para bosques coetáneos es la que se usa también en Chile, y es la siguiente:

— *Árboles dominantes.* Son aquellos cuyas copas sobresalen ligeramente del dosel general. De ese modo tienen sus copas bien iluminadas hasta una cierta profundidad. En algunos casos estos dominantes de bosques coetáneos crecen como si estuvieran en campo abierto debido a falta de competencia lateral, es decir, crecen con grandes copas, muy ramificadas y con grandes ramas. Estos árboles, considerados como no deseables en el rodal, se conocen como "árboles lobos".

— *Árboles codominantes.* Son árboles poco más bajos que los dominantes, que constituyen parte del dosel superior general. Sus copas se encuentran sumergidas entre dominantes y otros codominantes, de modo que sólo reciben luz en la parte superior de sus copas.

— *Árboles intermedios.* Estos árboles se encuentran claramente en posición subdominada, en general fuertemente oprimidos por individuos dominantes y codominantes. Sin embargo, pueden recibir algo de luz directa a través de los claros producidos en el dosel.

— *Árboles suprimidos.* Ubicados totalmente bajo el dosel, de modo que no reciben luz solar directa, sino que sólo algo de luz difusa. Por esa razón son débiles y de lento crecimiento.

— *Árboles muertos.*

Esta clasificación por clases de copas se acomoda muy bien, sin duda, a plantaciones puras, que normalmente son de especies intolerantes. En ellas se dan claramente las clases dominante y codominante, así como la de intermedios, individuos que van quedando rezagados y que pueden pasar a la condición de suprimidos, si es que previamente no son raleados. Los individuos suprimidos son aquellos que quedaron definitivamente rezagados y que probablemente muy pronto morirán, por lo que muchas veces ni siquiera son considerarlos para efectos de un raleo, porque no están compitiendo.

En los renovales de varias especies de *Nothofagus* se puede aplicar esta clasificación como en las plantaciones. Las especies son de distintos grados de intolerancia y siempre presentan claramente diferenciadas las clases de dominante, codominante e intermedio y, dependiendo de la edad del renoval, es común encontrar individuos suprimidos, que no tienen capacidad de reaccionar frente a la liberación de la sombra y, muertos (Figura 2.10).

Si se aplica esta clasificación en un rodal de una especie tolerante, como por ejemplo *Aextoxicon punctatum*, se pueden dividir las clases de copas como lo señala Kraft. Sin embargo, lo más probable es que se encuentre un rango bastante continuo de clases de edad y, por lo tanto, de tamaño. Los individuos que están en posiciones intermedias están creciendo sin problemas porque sus requerimientos de luz no son mayores; del mismo modo, los individuos que están en las clases inferiores no son ni suprimidos ni muertos y con frecuencia tienen copas bien desarrolladas y son vigorosos.

En Chile, en el estudio de los bosques nativos multietáneos se ha utilizado tradicionalmente, para efectos de trabajos científicos, la clasificación de Kraft, agregando una clase de *emergentes*, constituida por individuos que sobresalen muy notoriamente sobre el dosel de dominantes y codominantes. Este dosel es común en los bosques del tipo forestal siempreverde (Donoso, 1981 b) y está formado por especies intolerantes que pertenecen a los pioneros que colonizaron el área en sus primeras etapas. Los doseles de dominantes y codominantes están formados por varias especies, generalmente tolerantes, que constituyen un estrato más o menos uniforme sobre el cual destacan los emergentes. Las mismas especies dominantes y codominantes se ubican también en posiciones intermedias y en niveles inferiores hasta llegar a las plántulas. Con excepción de alguna especie intolerante que haya quedado rezagada en los niveles intermedios y que normalmente se encuentra en malas condiciones sanitarias y de vigor y pasará a quedar suprimida o a morir rápidamente, los niveles de intermedios y suprimidos están formados por individuos tolerantes, o semitolerantes en los claros, que están en buenas condiciones y vigorosos. Por esta razón es más conveniente llamar *oprimidos* o *sumergidos* a la clase de los *suprimidos* y referirse a un nivel de *brinzales* en reemplazo de los individuos muertos (Figura 2.11).

Sin duda, se requiere de clasificaciones de copas especiales para este tipo de bosques multietáneos. Ellas no se han desarrollado en Chile simplemente porque los bosques nativos sólo se han explotado como yacimientos minerales y jamás se han analizado silviculturalmente por parte de los productores y del Estado. El problema de la clasificación de Kraft

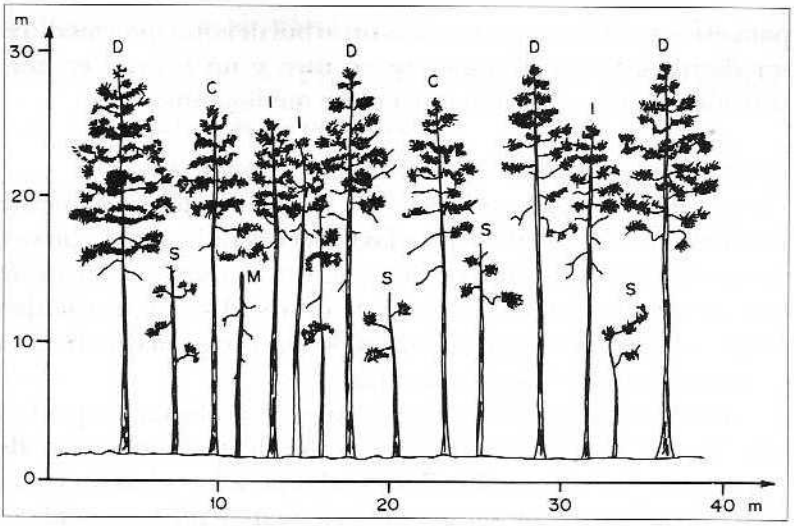

m
30
20
10
0
10
20
30
40 m
D
C
I
I
D
C
D
I
D
S
M
S
S
S

Fig. 2.10. – *Clasificación de copas de una plantación o de un rodal coetáneo o renoval según Kraft. D= dominantes; C= codominantes; I= intermedios. S= suprimidos; M= muertos. (Daniel et al.* 1982).

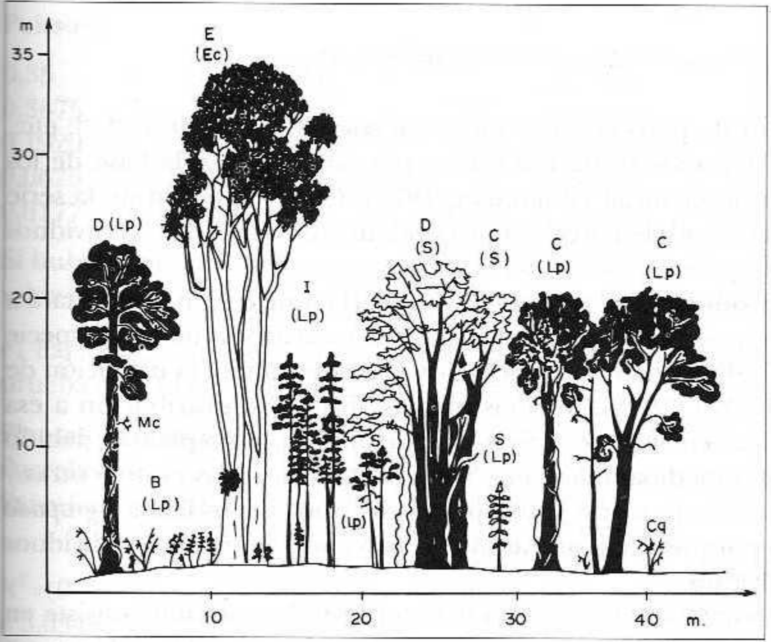

m
35
30
20
10
E
(Ec)
D (Lp)
Mc
B
(Lp)
I
(Lp)
(Lp)
S
D
(S)
C
(S)
C
(Lp)
C
(Lp)
S
(Lp)
Cq
10
20
30
40 m.

Fig. 2.11. – *Clasificación de copas de bosques multietáneos similares a los tropicales, adaptados a la clasificación de Kraft. E= emergente; D= dominante; C= codominante; I= intermedio; S= suprimido. (Ec)=* Eucryphia cordifolia; *(Lp)=* Laurelia philippiana; *(S)=* Saxegothaea conspicua; *Cq=* Chusquea quila; *Mc=* Mitraria coccinea. *(Dibujo de Mauro González, adaptado de Veblen et al.* 1980)

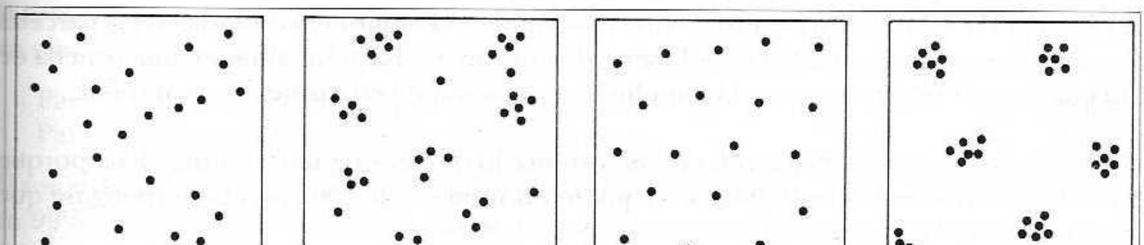


Fig. 2.12. – *Tipos de distribución horizontal que puede presentar una especie en un rodal.* a) *Al azar;* b) *agrupada;* c) *Regular o uniforme;* d) *Combinación de distribución en grupos ubicados en forma regular (Según Whittaker, 1975).*

para estos rodales es que en ellos un árbol del tipo intermedio en un sector del bosque puede ser dominante o codominante en otro y un brinzal en un claro del bosque puede ser considerado como dominante en ese medioambiente.

B) Estructura o distribución horizontal de la vegetación

Las plantas se distribuyen sobre la superficie del suelo siguiendo algún patrón o modelo particular que depende de la o las especies, de su edad y de sus relaciones con otras especies y con el medio ambiente en general. Estrictamente, la distribución horizontal de la vegetación de un área o de los árboles de un rodal se puede dibujar o representar en un mapa o plano, lo que, por razones obvias, se hace con mayor frecuencia para pequeñas áreas de vegetación o parcelas permanentes.

Al muestrear el número de individuos de una especie en un conjunto de parcelas distribuidas en un área de bosque o de cualquier tipo de vegetación, será frecuente encontrar que ellos se distribuyen al azar sobre el área. Esta distribución al azar no es del tipo normal, sino que sigue una serie matemática conocida como distribución de Poisson, que es apropiada para describir el número de plantas por parcela, y que se representa mediante la ecuación:

$$f = e^{-m},\ me^{-m},\ m^2e^{-m} / 2!,\ m^3e^{-m} / 3!,\ m^4e^{-m} / 4!\ , \dots$$

donde **f** es la frecuencia relativa de parcelas que contienen sucesivamente 0; 1; 2; 3; etc., individuos; **m** es el promedio del número de individuos por parcela, **e** es la base de los logaritmos naturales; y ! indica un factorial (Whittaker, 1975). Cada expresión de la serie entrega sucesivamente la probabilidad de parcelas que contienen 0; 1; 2; 3; 4; ... individuos de la especie.

Si la distribución de los individuos en el terreno es al azar (Figura 2.12 a), se ajustará a la serie de Poisson señalada, lo que significa que la ubicación de cada individuo de la especie está determinada por factores independientes de aquellos que determinan la ubicación de los otros (Kershaw, 1973; Whittaker, 1975). Muchas plantas ajustan su distribución a esa serie, es decir, se distribuyen al azar en el espacio. Sin embargo, muchas otras plantas, debido a diferentes factores biológicos o medioambientales, tienden a crecer unas junto a otras y reunidas en grupos separados uno de otros. Este tipo de distribución se llama *agrupada* (Figura 2.12 b) y se caracteriza porque se encontrarán más parcelas con muchos individuos y más parcelas con ningún individuo.

Para determinar si la distribución es al azar o no lo es, el método utilizado consiste en relacionar el número observado de individuos de una especie en cada parcela con el número de individuos esperado en ellas de acuerdo con la serie de Poisson. Para determinar la significación de la diferencia entre la distribución de individuos encontrada en las parcelas con aquella esperada, calculada por la serie de Poisson, se usa generalmente una prueba de Chi cuadrado. Los siguientes son ejemplos de aplicación de esta prueba en un rodal:

a) Para una muestra de 20 parcelas en el terreno, lo que es una muestra muy baja porque para obtener resultados confiables se requiere un número de 100 parcelas, supóngase que la información da lo siguiente:

Número de plantas por parcela	:	0	1	2	3	4
Número de parcelas	:	9	5	3	2	1
TOTAL	:	20 parcelas.				

b) Para calcular m = promedio de plantas por parcela:

$9 \times 0 = 0 + 5 \times 1 = 5 + 3 \times 2 = 6 + 2 \times 3 = 6 + 1 \times 4 = 4 = 21$ plantas de la especie que se analiza.

$m = 21 / 20 =$ **1.05** plantas por parcela.

c) De acuerdo con la tabla de valores de la función exponencial:

para m = 1,05, $\mathbf{e}^{-m} = 0{,}35$. Con estos valores se determinan las posibilidades que cualquier parcela al azar contenga 0; 1; 2; 3; etc., plantas.

0 plantas : $e^{-m} = 0{,}35$
1 plantas : $m\,e^{-m} = 1{,}05 \times 0{,}35 = 0{,}3675$
2 plantas : $m^2 e^{-m} / 2 \times 1 = 1{,}1025 \times 0{,}35 / 2 = 0{,}1919$
3 plantas : $m^3 e^{-m} / 3 \times 2 \times 1 = 1{,}1576 \times 0{,}35 / 6 = 0{,}0675$
4 plantas : $m^4 e^{-m} / 4 \times 3 \times 2 \times 1 = 1{,}2155 \times 0{,}35 / 24 = 0{,}0177$

d) Con los valores obtenidos se calcula el número de parcelas esperadas según la serie de Poisson:

0,35 x 20 parcelas = 7 parcelas
0,3675 x 20 parcelas = 7,35 parcelas
0,1929 x 20 parcelas = 3,86 parcelas
0,0675 x 20 parcelas = 1,35 parcelas
0,0177 x 20 parcelas = 0,35 parcelas

Si hubiera más valores, muy pequeños, de probabilidad, deben promediarse con el último valor obtenido.

e) Para calcular la significación de la diferencia entre lo esperado y lo observado, se usa la prueba de Chi cuadrado:

Plantas de la especie	0	1	2	3	4	5
Parcelas observadas	9	5	3	2	1	0
Parcelas esperadas	7	7,35	3,86	1,35	0,35	0

$$X^2 = (O - E)^2 / E$$

$$X^2 = (9-7)^2 / 7 + (5-7{,}35)^2 / 7{,}35 + (3-3{,}86)^2 / 3{,}86 + (2-1{,}35)^2 / 1{,}35 + (1-0{,}35)^2 / 0{,}35 = 3{,}0345$$

f) Número de términos usados en el cálculo de $X^2 = 5$ (0; 1; 2; 3; 4); luego, los grados de libertad= 5 - 1 = 4, pero se pierde un grado más de libertad por la estimación de m; luego, los grados de libertad son 3.

Para 3 grados de libertad y un 95% de confianza: $X^2 = 7{,}81$ $(p < 0{,}05)$
Para 3 grados de libertad y un 99% de confianza: $X^2 = 11{,}34$ $(p < 0{,}001)$

El valor de X^2 es de 3,022, significativamente menor que los valores tabulados para un 95 y un 99% de confianza, lo cual indica que los valores observados siguen a la distribución de Poisson y los individuos tienen una distribución al azar.

Si la prueba de Chi cuadrado dice que la distribución es agrupada, en realidad está diciendo que no es al azar, pero no indica el grado o tipo de agrupación que presenta. Para determinar esto último se han definido varios métodos (Greig-Smith, 1964), pero el más utilizado es el conocido como Razón o Cuociente Varianza / Media. Puesto que para la distribución de Poisson la varianza es igual al promedio, la razón o cuociente es igual a 1. De este modo, si la distribución horizontal de los árboles en un rodal es al azar y, por lo tanto, sigue a la distribución de Poisson, el cuociente varianza / media, será igual o se aproximará a 1. Si la distribución es fuertemente agrupada, el cuociente será mayor que 1; y, si el cuociente es menor que 1, querrá decir que los individuos en el área no están distribuidos al azar, pero tampoco se encuentran muy agrupados, sino que espaciados en forma más o menos regular o uniforme. Como en una plantación, en este último caso la mayoría de las parcelas contienen una gran cantidad intermedia de individuos y el tipo de distribución se conoce como *regular o uniforme* (Figuras 2.12 c y d).

g) Si en otra situación, como la planteada por Kershaw (1973) en un ejemplo, se dan los siguientes valores derivados:

Número de plantas por parcela :	0	1	2	3	4	5	6	≥
Número de plantas observadas :	47	6	5	8	5	6	7	16 = 100

h) m= 2,44
Número de parcelas calculadas esperadas : 8,7; 21,3; 26; 21,1;
12,9; 6,3; 2,6; 0,9

i) X^2 calculado con estos valores es 470,334, que para un 99% ($p < 0{,}001$) es muy significativo, indicando que existe sólo una probabilidad en mil de que la distribución observada se ajuste a la distribución Poisson, es decir, sea al azar.

Acudiendo a la razón varianza / promedio de la distribución de Poisson, para determinar en el último ejemplo, si se trata de distribución agrupada o regular, tenemos que la media es 2,44 y debemos calcular la varianza:

$n = 100$

$x = 2{,}44$

$S(x)^2 = 0^2 \times 47 + 1^2 \times 6 + 2^2 \times 5 + 3^2 \times 8 + 4^2 \times 5 + 5^2 \times 6 + 6^2 \times 7 + 7^2 \times 16 = 0 + 6 + 20 + 72 + 80 + 150 + 252 + 784$

$= \mathbf{1.364.}$

$S(x)^2 = (100 \times 2{,}44)^2 = 244^2 = \mathbf{59.536}$

$(S\,x)^2 / n = \mathbf{595{,}36}$

$S^2 = (S(x)^2 - (Sx)^2/n)/(n-1) = 768{,}64/99 = \mathbf{7{,}764}$ **(Varianza)**

Varianza / Media = 7,764 / 2,44 = **3,182**

La razón es bastante mayor que 1, lo que señala que la distribución es agrupada.

El método **Varianza / Media** ha sido muy criticado y se considera poco confiable, especialmente cuando el valor medio de densidad es muy alto o muy bajo (Kershaw, 1973; Shimwell, 1972). Sin embargo, la prueba de X^2 se estima que aporta una indicación muy confiable de si la distribución es al azar o no lo es, particularmente cuando no se incluyen en el análisis especies muy raras o muy abundantes (Kershaw, 1973).

Para diferenciar entre una distribución agrupada y una regular, puede bastar analizar la forma como se distribuyen los individuos en las parcelas, una vez que la prueba de X^2 haya determinado que la distribución no es al azar.

Los factores causales de los tipos de distribución agrupada y regular han sido estudiados por Kershaw (1973), quien identifica tres tipos de factores: medioambientales, sociológicos y morfológicos.

Los factores medioambientales están generalmente ligados con la microtopografía, cuyos cambios producen una evidente variación en el drenaje, la disponibilidad de agua, disponibilidad de nutrientes, la lixiviación, el pH, la profundidad del suelo, factores todos que controlan la mortalidad y sobrevivencia de las plantas y, por lo tanto, su forma de distribución horizontal (Kershaw, 1973; Shimwell 1972). La distribución regular, muy común en plantaciones, se encuentra raramente en comunidades naturales. Factores medioambientales, especialmente la extrema escasez de agua en zonas desérticas, son los causantes aparentes de la distribución regular de algunas especies, como *Larrea divaricata*, propia de las zonas desérticas del sur de Estados Unidos así como de las zonas desérticas del Norte de Argentina. La escasez de agua hace que una planta extienda sus raíces sólo hasta donde lo permite la extensión de las raíces de las vecinas, lo que determina una distribución regular.

Los factores sociológicos derivan de la interacción de una especie con otra y de un individuo con otro, lo cual produce un tipo de distribución que puede o no estar relacionado con los factores micro-medioambientales. Estos factores pueden depender de la capacidad competitiva de un individuo o especie, la que en gran medida es dependiente del medioambiente y por lo tanto, varía con él. Pero, por otro lado, es posible que ese tipo de distribución esté determinado por efectos alelopáticos de una especie, o de un individuo a cierta edad. Muchas especies modifican el medioambiente bajo ellas por razones alelopáticas o de sombra (Zinke, 1962), determinando una forma o tipo particular de distribución de la vegetación asociada a ellos, tema que se analizará a continuación y que contribuye sociológicamente al tipo de distribución horizontal que se puede dar entre las especies.

Los factores morfológicos son aquellos que dependen de la capacidad reproductiva de la especie y de la población, sea ésta de tipo sexual, o asexual o vegetativa (Shimwell, 1972). El análisis de esta clase de distribución que realizan tanto Kershaw (1973) como Shimwell (1972), se refiere al que producen especies con reproducción vegetativa por rizomas o por estolones, que no parecen de tanto interés para el análisis de la distribución horizontal en plantas forestales.

Al contrario de lo que ocurre con la distribución regular, la distribución agrupada es bastante común en diversos tipos de vegetación. Ello es particularmente claro en la regeneración de las especies forestales y puede apreciarse muchas veces por simple inspección en el bosque, donde se observan grupos de brinzales o plantas jóvenes concentradas en manchas o bosquetes. De acuerdo con Whittaker (1975), hay por lo menos cuatro razones que determinan esta agregación de individuos en manchas o bosquetes, razones que están íntimamente relacionadas con los tres tipos de factores causales de Kershaw (1973):

1. *Tipo de semillas y forma de dispersión.* Las semillas de los árboles padres caen en mayor proporción cerca de los árboles, lo que depende del tamaño de las semillas, sus mecanismos de dispersión, el viento, la topografía y la ubicación del árbol padre en ella y en relación con el bosque. En términos generales, las semillas grandes y pesadas tenderán a caer y concentrarse más cerca del árbol padre, determinando agrupaciones de plántulas, y luego brinzales de la especie. Ello es así en especies tolerantes del bosque chileno como *Persea lingue* y *Aextoxicon punctatum* (Veblen *et al.*, 1979b; Álvarez, 1982).

2. *Formas de reproducción.* Las especies que se reproducen por rizomas o estolones presentan frecuentemente distribuciones agrupadas. Helechos y arbustos nativos se reproducen intensamente desarrollando tallos desde las raíces, estrategia mediante la cual forman densas agrupaciones. Ejemplos de este tipo lo constituyen *Ugni molinae,* la murta, y la agresiva leguminosa exótica europea, que se ha transformado en una plaga en Chile, *Ulex europaea.*

Entre los árboles son características las concentraciones de brinzales derivadas principalmente de reproducción desde las raíces en *Eucryphia cordifolia.*

3. *Diferencias en el medioambiente.* En el piso del bosque se produce un mosaico de manchas de luz de diferentes tamaños que provienen del sol que penetra por los claros del bosque; dependen del tamaño de los claros en el dosel; y varían según el movimiento aparente del sol sobre el bosque. En función de esto ocurren sectores que perciben más luz y más calor que otros; en ellos pueden producirse concentraciones de hierbas, pastos y regeneración de algunas especies que requieren ese medioambiente. Entre estas últimas se encuentra gran parte de las especies forestales semitolerantes del bosque chileno, como *Eucryphia cordifolia, Laurelia philippiana, Laurelia sempervirens, Nothofagus alpina* y otras, a cuyas estrategias reproductivas nos abocaremos en la IV parte de este texto.

También puede producirse una agrupación de la regeneración o de los individuos adultos de una especie, debido a variaciones en el microrrelieve o en las características del suelo, que faciliten la acumulación de semillas o su posterior germinación y establecimiento. Por ejemplo, la formación de grupos de cinco a siete grandes individuos de *Gomortega keule* en las fuertes pendientes del sector Caramávida en la ladera occidental de la Cordillera de Nahuelbuta, está determinada sin duda por la acumulación de los frutos grandes y redondos en pequeñas terrazas de hondonadas en la pendiente, donde son capaces de establecerse y crecer (Donoso *et al.*, 1984).

4. *Interrelaciones de las especies.* Aquí se encuentran los factores sociológicos de los que ya se habló. Efectos alelopáticos de una especie sobre sus propias plántulas o sobre las de las otras especies, así como efectos sobre el suelo o efectos de las raíces de una planta sobre otra de las cuales depende el establecimiento de esta última, pueden determinar agrupaciones de individuos o, por el contrario, distribuciones al azar.

Asociación entre especies diferentes

Al analizar las formas de distribución horizontal y, en particular, la distribución agrupada y las causas que la pueden determinar o inducir, surge naturalmente la idea que las especies pueden poseer mecanismos que las obligan a crecer juntas o agrupadas, o bien separadas. Cabe preguntarse entonces ¿qué relación puede haber entre la distribución de una y otra especie, o lo que es lo mismo, si dos especies crecen asociadas o independientes una de otras?

Para calcular el grado de asociación entre dos especies, el método más popular sigue siendo el uso de Chi cuadrado en una tabla de contingencia de 2 x 2. Si en el terreno se analiza un par de especies, de las cuales se quiere conocer si viven asociadas o no, entonces se contabiliza la presencia o ausencia de ellas en un número determinado de parcelas en el terreno; las observaciones de terreno se pueden trasladar fácilmente a una tabla de contingencia de 2 x 2 en que se visualizan claramente las posibilidades de asociación de ambas especies.

		ESPECIE B		
		Presente	Ausente	
ESPECIE A	Presente	Tipo a	Tipo b	a + b
	Ausente	Tipo c	Tipo d	c + d
		a + c	b + d	**n**

Los tipos de observaciones encontrados en terreno y anotados en la tabla, son los siguientes: El tipo **a** es aquel en que ambas especies A y B están presentes en un número determinado de parcelas; el tipo **b** representa el número de parcelas en que la especie A está presente y la especie B ausente; el tipo **c**, aquel en que la especie A está ausente y la B presente, y el tipo **d** aquel número de parcelas en que ambas especies, A y B, están ausentes. Si hay una asociación positiva entre ambas especies se espera que la mayoría de las parcelas muestreadas caiga en los tipos, **a** y **d**, y si es negativa, en los tipos **b** y **c**. Si ambas especies se distribuyen independientemente, no habiendo asociación entre ellas, se espera que las parcelas muestreadas se distribuyan más o menos proporcionalmente en los cuatro tipos (Krebs, 1972; Shimwell, 1972; Kershaw, 1973; Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Poole, 1974; Whittaker, 1975). La prueba de Chi cuadrado servirá también en este caso para indicar la probabilidad de que dos especies tengan algún tipo de asociación entre ellas o se distribuyan independientemente. Algunos ejemplos de la literatura servirán para ilustrar este problema.

Ejemplo 1: Ocurrencia de dos especies en 100 parcelas (Whittaker, 1975).

		ESPECIE B		
		Presente	Ausente	
ESPECIE A	Presente	a = 17	b = 22	a + b = 39
	Ausente	c = 13	d = 48	c + d = 61
		a + c = 30	b + d = 70	F = 100

El valor de Chi cuadrado se calcula mediante la suma de las desviaciones o diferencias entre valores observados y esperados divididos por los valores esperados o calculados en cada una de las cuatro divisiones de la tabla de contingencia. En la práctica, este cálculo se realiza con la siguiente fórmula derivada de la tabla de contingencia misma:

$$X^2 = \frac{(ad - bc)^2 F}{(a + b)\,(c + d)\,(a + c)\,(b + d)}$$

o bien con la corrección de Yates que es recomendada por Graig - Smith (1964) cuando el número de muestras es pequeño:

$$X^2 = \frac{[(ad - bc) - 0.5F]^2 xF}{(a + b)\,(a + c)\,(b + d)\,(c + d)}$$

Para el ejemplo citado:

$$X^2 = \frac{(816 - 286)^2 \times 100}{39 \times 61 \times 30 \times 70} = 5{,}6$$

$$X^2 \text{ con corrección de Yates} = 4{,}6$$

A las tablas de X^2 se entra con 1 grado de libertad. El valor 5,6 (y también el de 4,6) indican una probabilidad del 5% que las especies estén distribuidas independientemente, es decir, hay un 95% de probabilidad que haya asociación entre las especies. Esta asociación es positiva, aunque débilmente, lo que se refleja en la tabla de contingencia misma, porque aun cuando el número de parcelas con ambas especies presentes (asociación positiva) no es muy alto, sí lo es el número en que ambas están ausentes, superando ampliamente el producto de ambos (ad) al de las parcelas en que las dos están ausentes (bc).

Ejemplo 2. Ocurrencia de dos especies en 150 parcelas (Krebs, 1972).

		ESPECIE B		
		Presente	Ausente	
ESPECIE A	Presente	a = 8	b = 47	a + b = 55
	Ausente	c = 75	d = 20	c + d = 95
		a + c = 83	b + d = 67	n = 150

$$X^2 = \frac{(8 \text{ x } 20 = 47 \text{ x } 75)^2 \text{ x } 150 = 58{,}45}{55 \text{ x } 95 \text{ x } 83 \text{ x } 67}$$

Si el valor de X^2 de la tabla es de 3,84 para una probabilidad de 5% que la distribución sea independiente, y de 6,64 para una probabilidad de 1%, puesto que el valor calculado es 58,45, ello significa que la probabilidad que la distribución de una especie sea independiente de la otra es menor que el 1% y, luego, la probabilidad que haya asociación entre ambas es de más del 99%. En este caso se infiere una fuerte asociación negativa entre ambas especies.

La relación entre dos especies en una comunidad puede también medirse como correlación entre especies, mediante el uso de un coeficiente de correlación, calculado a partir del análisis de varianza (Shimwell, 1972; Kershaw, 1973). El coeficiente de correlación analiza la correlación entre especies en cuanto a su abundancia, es decir, con datos de cobertura, frecuencia o densidad. Una buena explicación del uso de este coeficiente es entregada por Kershaw (1973).

Aunque frecuentemente las correlaciones o asociaciones entre especies no existen o no son muy fuertes en las comunidades forestales, es sin embargo evidente que algunas especies tienden a crecer juntas, mostrando asociación positiva, o se aprecia que tienden a crecer separadas, pareciendo que se evitaran, es decir, mostrando asociación negativa. Kershaw (1973) realiza un detenido análisis de los factores causales de la asociación entre especies, destacando cuatro tipos generales de factores:

1. Requerimientos medioambientales similares o distintos. Dos especies pueden tener requerimientos del sitio muy parecidos, en cuyo caso tenderán a crecer uno cerca del otro, con asociación positiva; por el contrario, si sus requerimientos son muy diferentes, la tendencia será que crezcan separados, es decir, en asociación negativa. Estas diferencias medioambientales pueden estar constituidas por características químicas del suelo, como carencia o exceso de ciertos nutrientes o pH diferentes; o por características físicas del suelo, que pueden referirse al drenaje, la textura o a la profundidad. Kershaw (1973) presenta varios ejemplos referidos a especies herbáceas o arbustivas. Con seguridad esos factores son también importantes en las especies forestales, pero son más difíciles de visualizar y evaluar dentro de un rodal; en cambio, es sencillo entender que las diferencias en composición de especies entre dos comunidades estén frecuentemente determinadas por este tipo de factores medioambientales, que definen qué especies pueden estar presentes y cuáles no en un medioambiente específico, lo que está ligado, naturalmente, con el concepto de asociación positiva o negativa entre diferentes especies.

2. Modificación del medioambiente por una especie, de modo que permite o inhibe el establecimiento de otra. El desarrollo de una especie en un punto determinado y en ciertas condiciones de medioambiente, puede determinar que bajo ella o en su alrededor se

desarrollen condiciones que permitan, a su vez, el establecimiento de otras especies que, de otro modo, no serían capaces de crecer allí. Por ejemplo, una especie fuertemente espinosa puede permitir el desarrollo bajo su protección de especies palatables, que ahí no son accesibles a los animales. Una especie puede permitir, al ser capaz de establecerse en un medio determinado, la acumulación de tierra en un lugar ventoso, o de materia orgánica en un lugar muy húmedo, sobre la cual pueden establecerse y proliferar otras especies. Nuevamente Kershaw (1973) suministra varios ejemplos para este factor causal de asociación, que está claramente implícito en el proceso de la dinámica sucesional de la vegetación, como se verá en las tercera y cuarta partes de este texto.

En las zonas muy húmedas, con problemas de drenaje, en el sur de Chile, particularmente en el tipo forestal siempreverde, es característica la presencia de ciertas especies, como *Tepualia stipularis, Amomyrtus luma* o *Caldcluvia paniculata* y otras, que son capaces de establecerse como pioneras en áreas anegadas o turbosas, desarrollando para ello la estrategia de crecer con sus tallos paralelos al suelo, en forma "reptante" (Donoso *et al.*, 1984; Donoso *et al.*, 1985); a partir de esos troncos logran desarrollarse ramas erectas y se establecen otras especies; al mismo tiempo se acumula materia orgánica donde otras especies pueden establecerse. Muy claro es el ejemplo del desarrollo en estos bosques de grandes árboles de *Eucryphia cordifolia* que, indudablemente contribuyen al mejoramiento del drenaje y desecación del suelo de las áreas muy húmedas; pero, al envejecer y perder gran parte de sus ramas y follaje se produce, al parecer, un desequilibrio en la relación **absorción/transpiración** y un exceso de escurrimiento fustal que sobrepasa la capacidad de absorción de las raíces; por eso se produce un aumento de humedad muy evidente alrededor del árbol, que favorece la aparición y el desarrollo de brinzales de *Drimys winteri*, lo que se comprueba por un análisis de asociación que indica una asociación positiva con una probabilidad de un 95% (Donoso *et al.*, 1985).

3. Producción de sustancias tóxicas o Alelopatía. Del mismo modo que en los casos anteriores, la Alelopatía puede favorecer la asociación positiva entre dos especies, al inhibir a la especie adulta el desarrollo de sus propias plántulas como es el caso de *Grevillea robusta*, lo que permite su asociación positiva con otras, o al inhibir el desarrollo de otras especies como es el caso de *Juglans spp., Eucalyptus spp.* y otras especies, lo que determina una asociación negativa (Krebs, 1972; Donoso, 1981a).

4. Competencia e interferencia. Este tipo de factor causal de la asociación entre especies es asimiable a la modificación del medioambiente ejercido por una especie que permite o cubre el establecimiento de otra. Una especie puede impedir el desarrollo de otra porque es más poderosa que ella en la competencia por los factores del medioambiente, o puede sólo debilitarlo, inhibiendo su desarrollo (interferencia) (Harper, 1961; Donoso, 1981a). Ello puede ser producido por la sombra de los árboles de una especie sobre las plántulas de otra especie, o por competencia radicular, lo que conducirá a asociación negativa entre ellas. La competencia radicular de especies arbustivas puede también inhibir el crecimiento de especies arbóreas conduciendo a una asociación negativa entre ellas, como es el ejemplo de la ericácea *Calluna spp.* en relación con *Picea sitchensis* en Gran Bretaña (Kershaw, 1973).

Efectos del tamaño de parcela en la detección del tipo de distribución horizontal y en el análisis de asociación entre especies

Índice de Morisita. Los métodos de detección del tipo de distribución horizontal que utilizan parcelas, tienen el gran inconveniente que sus resultados dependen del tamaño de las

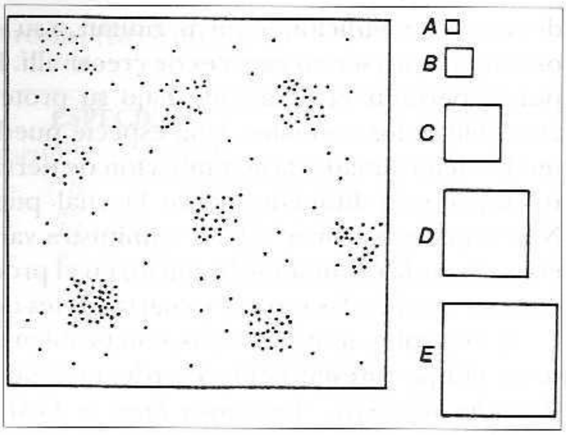


Fig. 2.13. – *Relación entre el tamaño de parcelas y la detección del tipo de distribución horizontal de una especie (Según Kershaw, 1973).*

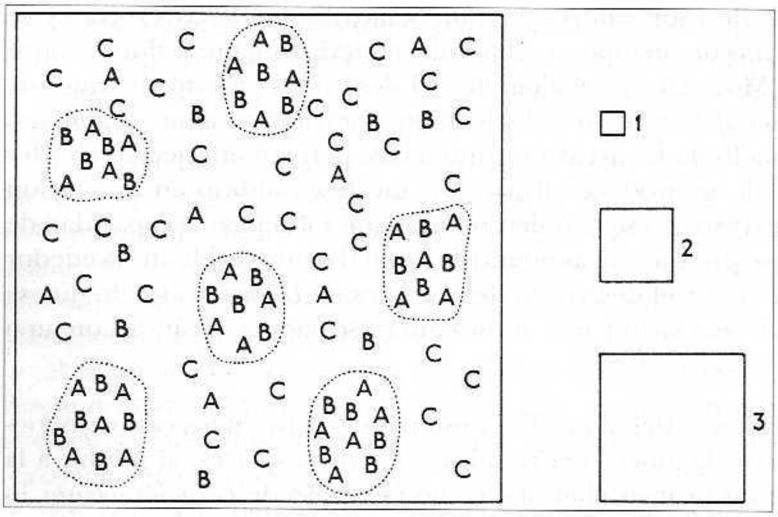


Fig. 2.14. – *Relación entre el tamaño de parcela y el tipo de asociación entre tres especies, A, B y C.(Según Krebs, 1972).*

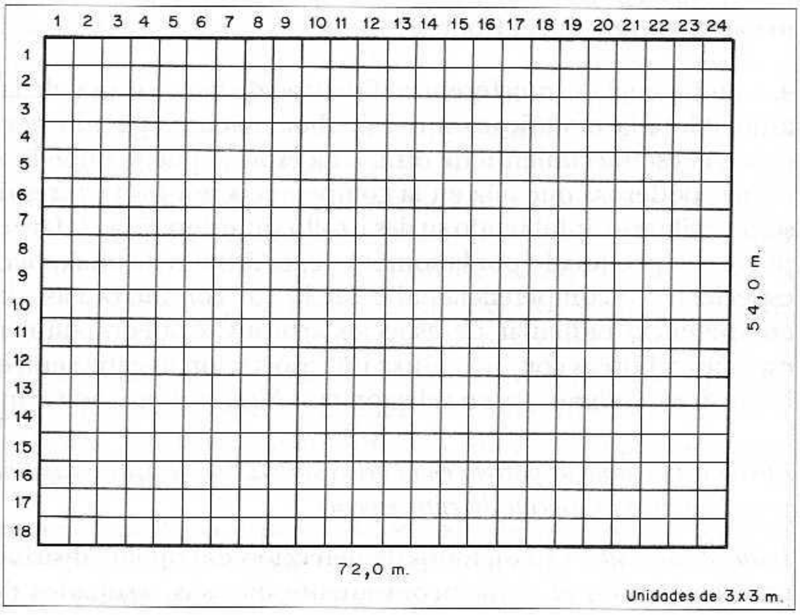

1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18 19 20 21 22 23 24
1 2 3 4 5 6 7 8 9 10 11 12 13 14 15 16 17 18
72,0 m.
54,0 m.
Unidades de 3 x 3 m.

Fig. 2.15. – *Establecimiento del reticulado de parcelas para determinar tipo de distribución horizontal según el Índice de Morisita.*

Tabla 2.6. – Análisis de distribución espacial de *Muehlenbeckia hastulata* en un campo abandonado de la zona central de Chile, usando diferentes tamaños de parcela de muestreo.

Tamaño de parcela (m^2)	Número de parcelas	Varianza/ media*	t	P
1	256	0,895	0,12	n.s
2	128	1,080	0,62	n.s
4	64	1,200	1,11	n.s
8	32	1,180	0,72	n.s
16	16	1,560	4,28	< 0,001
32	8	2,560	2,89	< 0,025
64	4	2,610	1,96	n.s
128	2	0,014	0,68	n.s

Fuente: Armesto y Gutiérrez (1980).

* Los valores mayores que 1,0 indican distribución agrupada; los valores alrededor de 1,0 indican distribución al azar y los claramente menores que 1,0 (0,014) una probable distribución regular.

n.s = no significativo.

parcelas usadas (Kershaw, 1973). Lo mismo es válido para la determinación del tipo de asociación entre especies (Krebs, 1972).

La Figura 2.13 demuestra que una población con distribución agrupada podría mostrar sucesivamente distribución al azar, agrupada y regular a medida que se aumenta gradualmente el tamaño de la parcela. El muestreo con parcelas de tamaño A o B en la población esquematizada en la Figura 2.13 mostrará probablemente una distribución ligeramente agrupada; el muestreo con el tamaño de parcela C indicará una clara distribución agrupada porque cada parcela tendrá alta probabilidad (50% aproximadamente) de contener muchos o muy pocos individuos y, por lo tanto, la varianza será alta; las parcelas D y E tenderán a señalar distribución regular porque todas las parcelas contendrán aproximadamente el mismo número de individuos y, por lo tanto, la varianza será baja. La Figura 2.13 refleja que el tamaño de parcela que más claramente demostrará la distribución agrupada, que es la que realmente ocurre, es aquel que tiene un área similar a aquellas que poseen las agrupaciones, bosquetes o manchones de individuos de la especie. La prueba del cuociente **varianza/media** es más sensible que la prueba de Chi cuadrado, porque la varianza está muy relacionada con el tamaño de la parcela.

Un análisis de distribución del arbusto mediterráneo *Muehlenbeckia hastulata* demuestra el efecto del tamaño de la parcela en la detección del tipo de distribución horizontal (Armesto y Gutiérrez, 1980) (Tabla 2.6), donde los tamaños entre 16 y 32 m^2 se ajustan a la distribución agrupada de la especie.

La dependencia del tipo de asociación entre especies del tamaño de parcela que se usa (Pielou, 1969; Krebs, 1972) y también del espaciamiento de las parcelas de muestreo (Poole, 1974), se ilustra en la Figura 2.14. En la comunidad hipotética de la figura, las especies A y B están positivamente asociadas; mientras que A con C y B con C están negativamente asociadas. Pero si la misma comunidad se muestrea con el tamaño de parcela 1 que es de tamaño similar al de las plantas, la mayoría de las parcelas mostraría sólo plantas A, o B, o

C, o ninguna de las tres, y la prueba de Chi cuadrado mostrará una asociación claramente negativa entre las especies. Si se muestrea con el tamaño de parcela 2, las especies A y B se encontrarán en gran proporción juntas y los individuos C se encontrarán generalmente solos, de modo que se detectará la asociación real entre las especies. Finalmente, si se muestrea con el tamaño 3, casi todas las parcelas contendrán individuos de las tres especies y se concluirá que hay una asociación positiva entre las tres. Es muy importante entonces, al realizar un análisis de asociación entre especies, asegurarse que los resultados son producto de fenómenos biológicos y no originados por problemas de muestreo (Krebs, 1972).

Los efectos que puede producir la variación del tamaño de la parcela de muestreo pueden ser analizados o detectados usando una variedad de tamaños de parcelas y de espaciamientos entre ellas, es decir, remuestreando varias veces la misma población con diferentes tamaños de parcela y diferentes distancias (Pielou, 1969; Krebs, 1972).

La demostración de la ocurrencia de una distribución al azar, agrupada o regular de una especie en el bosque, tiene relativa importancia, pero si se logra obtener la información de la escala a la cual se produce el agrupamiento de individuos, es posible relacionar el grado de agregación o tipo de distribución horizontal con los factores medioambientales.

En las comunidades forestales resulta conveniente utilizar un método de este tipo, que consiste en establecer en un área de bosque un reticulado que permite dividirlo en un número considerable de parcelas contiguas, cuyo tamaño constituye la unidad básica. El tamaño de la parcela se amplía gradualmente, simplemente uniendo parcelas de unidad básica (Figura 2.15).

El establecimiento de este tipo de parcelas puede consultarse a través de un ejemplo, en Álvarez (1982). Para determinar el tipo de distribución o grado de agregación, se utiliza el Índice de Morisita (Morisita, 1959; Poole, 1974; Williamson, 1975), que es:

$$I\delta = q \sum_{i=1}^{q} n_i (n_i - 1)/N (N - 1)$$

donde **q** es el número de parcelas, n_i es el número de individuos en la iésima parcela y **N** es el número total de individuos en todas las parcelas. Si el Índice de Morisita es igual a 1, la distribución de los individuos es al azar; si es mayor que 1, la distribución es agrupada; y si es menor que 1, es regular. La significación de la desviación de la distribución al azar, es decir, de 1, se prueba mediante el valor estadístico F:

$$F = \frac{I\delta\,(N-1) + q - N}{q - 1}$$

el cual se compara con la tabla de distribución F con **q** - 1 grados de libertad como numerador e infinito como denominador.

Los valores obtenidos de I para cada tamaño de parcela pueden ser graficados como en la Figura 2.16.

Métodos puntuales de detección del tipo de distribución horizontal de una especie y de asociación entre especies

Los problemas derivados del tamaño de las parcelas en relación con la detección del tipo de distribución horizontal de una especie y del grado de asociación entre especies, llevaron a diferentes autores a desarrollar los "métodos puntuales de muestreo" (plotless sampling), que evitan el empleo de parcelas (Clark and Evans, 1954; Hopkins and Skellen, 1954; Pielou, 1969). Los dos métodos puntuales más utilizados para la detección de la distribución

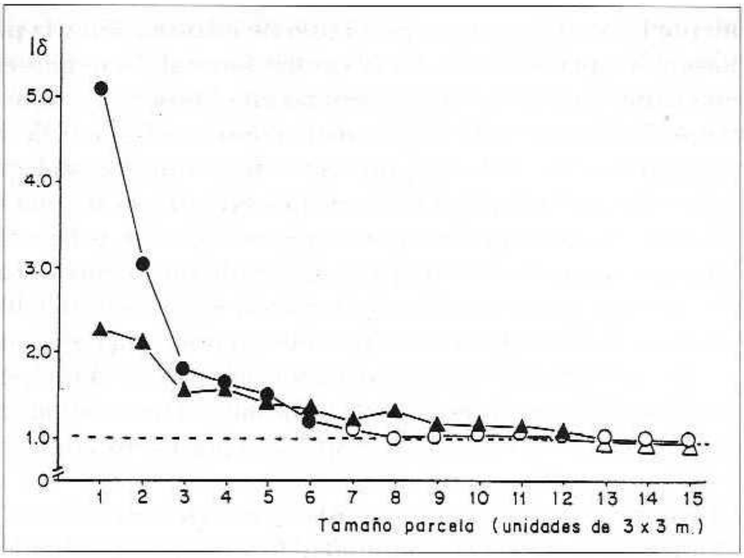


Fig. 2.16. – *Valores de Índice de Morisita (Iδ) a diferentes tamaños de parcela, para* Eucryphia cordifolia.

horizontal son el "método del vecino más próximo" (Clark and Evans, 1954) y el "método punto-planta" (Pielou, 1959). Para utilizar estos métodos es prerrequisito conocer la densidad de la población, de tal modo que es condición necesaria para ello efectuar algún tipo de muestreo o inventario de la vegetación.

El procedimiento para aplicar el método del vecino más próximo consiste en seleccionar un individuo al azar de la población a analizar, utilizando una tabla de números al azar, u otra manera, y medir la distancia ante él y su vecino más próximo; se deben realizar numerosas mediciones, idealmente 100 o más. Con esta información se puede obtener el distanciamiento promedio real al vecino más próximo en la población y el distanciamiento promedio al vecino más próximo esperado en una distribución al azar. El tipo de distribución horizontal se determina mediante la razón entre el distanciamiento medio real y el distanciamiento medio teórico o estimado. Si esa razón es 1, la distribución es al azar; si se acerca a 0, la distribución es agrupada; y si se aproxima a 2,1491 es de tipo regular (Clark and Evans, 1954; Pielou, 1969; Poole, 1974; Taylor, 1977). La aplicación de este método en un bosque de *Nothofagus glauca* en la Cordillera de los Andes de Chile Central se puede encontrar en Barasorda (1977).

El método punto-planta, desarrollado por Pielou (1959, 1969) consiste en medir la distancia desde un punto ubicado al azar a la planta más cercana a ese punto. Con los valores de densidad de la población en número de individuos por m^2 (D), número de mediciones realizadas (n) y distanciamientos medidos (d), se puede calcular un índice $\alpha = \tau \times \omega \times D$, donde $\omega = \Sigma d^2 / n$. Este índice se compara a través de una tabla estadística con n - 1 / n. Si no hay diferencias significativas entre ambos, la distribución es al azar; si el valor α es significativamente mayor que n - 1 / n, la distribución es agrupada, y si es significativamente menor que n - 1 / n, será regular. Una aplicación de este método para bosques de *Nothofagus glauca* y de *Nothofagus pumilio* se encuentra en Peters (1984) y para las especies de un bosque de *Nothofagus dombeyi - Laurelia philippiana* y *Saxegothaea conspicua*, en Morales (1981).

Payandeh (1970) compara los diferentes métodos señalados y concluye que el método más preciso, cuando se emplea el tamaño de parcela adecuado, es el de Chi cuadrado. En la práctica en bosques, se observa que la aplicación de los métodos da resultados bastante diferentes y que éstos se aproximan en la medida que se toma mayor número de puntos o de parcelas, los que idealmente no deben ser inferiores a 100. Los métodos son extremadamente lentos y se estima que el tipo de información y la precisión con que se obtiene no lo hacen de aplicación útil en el campo forestal. Generalmente, lo que más interesa conocer en cuanto a distribución horizontal en el bosque, es aquella que presenta la regeneración natural, porque es de importancia conocer el grado de homogeneidad con que ella está distribuida. Sin embargo, un silvicultor, o un forestal que conoce el bosque, no tendrá normalmente dificultad para reconocer, a través de una revisión visual, la forma como se distribuyen las especies, y su regeneración en particular. Para efectos prácticos no se requiere mayor precisión; para efectos de investigación parece recomendable utilizar, con la intensidad que el método requiera, el método del Índice de Morisita, que posee las ventajas del método de Chi cuadrado y elimina la desventaja del tamaño de parcela.

Para determinar el grado de asociación entre dos especies, también es posible eliminar el efecto del tamaño de parcela utilizando el método puntual del vecino más próximo. Este método está muy claramente explicado por Krebs (1972).

C) ESTRUCTURA CUANTITATIVA O ABUNDANCIA DE LA VEGETACIÓN

Al analizar un bosque o comunidad forestal, puede faltar la descripción de las distribuciones vertical y horizontal de la vegetación, pero por lo menos algunos de los parámetros que miden la abundancia o estructura cuantitativa de la vegetación aparecerán necesariamente en una descripción de ella. Sin duda la mejor forma de analizar la vegetación para obtener una buena descripción de ella es midiendo sus diferentes parámetros; sin embargo existen formas de estimarlos, desarrolladas y utilizadas principalmente por las escuelas fitosociológicas europeas.

Los parámetros clásicos de medición de la abundancia de la vegetación son:

— La densidad o número de individuos por unidad de superficie.
— La frecuencia o número de veces (o porcentaje) que una especie es registrada en un número determinado de parcelas o de puntos en la comunidad.
— La cobertura o proporción del piso ocupado por la proyección perpendicular de las partes aéreas del vegetal.

Particularmente en el área forestal se utilizan y miden o calculan en forma normal otros parámetros de los árboles. Los más comunes entre estos parámetros son la altura total de los árboles, el diámetro, el área basal y la biomasa, la cual en las evaluaciones forestales se calcula como volumen, y en otro tipo de evaluaciones y cosechas, a través del peso seco o peso húmedo por cantidad de superficie. También se puede utilizar la productividad como materia orgánica neta producida por fotosíntesis en un año. Armesto y Gutiérrez (1980) han realizado un breve análisis de estos parámetros y la aplicación de técnicas de muestreo en Chile Central.

Densidad

La densidad de un bosque o de un rodal, o número de árboles que él posee por unidad de superficie, generalmente por hectárea, es una característica de fundamental importancia en silvicultura. Ello es así porque el silvicultor puede actuar sobre la densidad del bosque a lo largo de toda su vida, modificando a través de ella su estructura, para influir en la tasa de crecimiento, en la poda natural de las ramas para desarrollar fustes más o menos rectos, en el carácter del sotobosque y en diseminación de las semillas y establecimiento de las diferentes especies forestales a través de la mayor o menor cantidad de luz que se permita penetrar al piso, en la competencia de raíces y en el efecto de ellas, así como de las copas de los árboles sobre la percolación del agua hacia las napas freáticas y sobre el escurrimiento superficial y subsuperficial y, por lo tanto, sobre la regulación de las cuencas hidrográficas. Por estas razones la determinación de la densidad de un rodal es un elemento de su estructura que jamás falta en las evaluaciones forestales.

Es común en términos forestales hablar de densidad completa o normal, lo que está señalando que habrá también densidades bajas y altas en relación con la normal. El supuesto es que una densidad completa será aquella con la cual se está ocupando bien el sitio y se obtendrá una productividad óptima. Es indudable que esta densidad normal depende de la especie de que se trate; la composición del rodal, es decir, de si se trata de rodales puros o mixtos, coetáneos o multietáneos; la edad del rodal si se trata de un bosque coetáneo; y, naturalmente, de los objetivos silviculturales o de manejo que se persigan. Por ejemplo, un bosque joven de una especie que contiene muchos árboles por hectárea podrá considerarse como de densidad equivalente a uno viejo con pocos individuos por hectárea; un bosque coetáneo maduro de una especie tendrá un número determinado de árboles por hectárea para tener una densidad completa, que será diferente de aquel que posee un bosque multietáneo de la misma especie, donde podrá haber unos pocos árboles de tamaños y edades medianas o mayores, pero muchos más de tipo juvenil. Si el objetivo del manejo es producir madera aserrada de alto valor con alta proporción de duramen en un bosque de *Nothofagus alpina*, la densidad completa a una misma edad será probablemente diferente que si el objetivo es producir rápidamente madera joven para otro tipo de usos. Con mayor razón será distinta la densidad completa de rodales similares en cuanto a composición, en que unos se destinan a producción de madera y otros a fines recreacionales o a objetivos de manejo de una cuenca.

La densidad del rodal se determina usualmente a través de un muestreo con parcelas distribuidas al azar en el bosque. El número promedio de individuos por unidad de superficie se calcula por especie con la suma de individuos obtenidos en todas las parcelas. En la práctica forestal la densidad se obtiene generalmente en términos de número de árboles por hectárea a través de parcelas que pueden variar de tamaño y forma en los diferentes inventarios. Esta forma de medición de la densidad es altamente precisa y confiable, dependiendo naturalmente de la intensidad del muestreo y del diseño con que se realice según las características del bosque. Esta medición permite comparar áreas y especies diferentes y es muy simple cuando se trata de árboles o de especies con un solo tallo. La medición se complica cuando se trata de arbustos con varios tallos o que están muy juntos, situaciones en que es difícil decidir si se trata de uno o más individuos; en esos casos puede ser necesario o conveniente considerar individualmente a cada pie o vástago, aunque correspondan al mismo individuo, o a cada agrupación o manchón de individuos si están muy densamente agregados.

El tamaño de las parcelas con que se muestrea puede ser muy variable, pero depende principalmente del tipo de vegetación y, en particular, de la altura del estrato que se está midiendo. Para la vegetación herbácea y la regeneración en el bosque es común utilizar parcelas de 1 x 1, 1 x 2 o 2 x 2 m; para la vegetación leñosa del sotobosque se pueden utilizar las mismas parcelas indicadas hasta parcelas de 4 x 4 m; mientras que para los árboles se emplean parcelas de 10 x 10 m como tamaño mínimo. En los inventarios forestales se emplean generalmente parcelas rectangulares de mayor tamaño, como 10 x 50 m y ubicadas con el lado más largo en el sentido de la pendiente, con el objeto de captar adecuadamente la variabilidad de la vegetación. Además, de acuerdo con Greig - Smith (1964), la forma rectangular es más eficiente que la cuadrada o la circular, debido a que estas dos últimas pueden distorsionar más la información al captar más fácilmente grupos de individuos de especies que tienen distribución agrupada. Probablemente el tamaño y forma de las parcelas de muestreo deben variar según las características de los bosques a medir y según los objetivos del inventario.

Más importante que el tamaño de la parcela es la intensidad de muestreo, que se determina como porcentaje del área total del rodal. En los inventarios forestales es frecuente emplear intensidades de muestreo de 5%, lo que, por ejemplo para un bosque de 1.000 hectáreas, significa 50 hectáreas y 1.000 parcelas de 10 x 50 m (= 0,05 hectáreas). Sin embargo, para determinar la intensidad de muestreo es importante conocer la variación del bosque en cuanto al parámetro que se quiere evaluar, en este caso la densidad en las parcelas, lo que se obtiene estadísticamente (Husch, 1973).

Otros métodos para determinar o estimar la densidad de un rodal son el de la tabla de rendimiento normal, descrito por Daniel *et al.* (1979) y el Índice de Reinecke descrito por Baker (1950) y por Daniel *et al.* (1979). Estos últimos autores presentan otros métodos de estimación utilizados en Estados Unidos, entre ellos algunos de uso práctico.

La densidad está ligada con el *espacio de crecimiento* que es el área ocupada por cada árbol en un rodal. Generalmente este espacio se expresa como la distancia promedio existente entre los árboles de un rodal, o espaciamiento del rodal, que se obtiene mediante la raíz cuadrada del cuociente entre el área tomada como unidad de superficie y el número de árboles por esa unidad de superficie; tomando la hectárea como esa unidad (= 10.000 m^2):

$$\text{Espaciamiento o distancia promedio: } d = \sqrt{10.000/N}$$

El área disponible para cada árbol corresponde a d^2, que es igual a la superficie total dividida por el número de árboles, cuando se trata de una plantación o de una distribución horizontal claramente regular.

Se ha desarrollado también el concepto de área potencialmente aprovechable (APA), entendiéndose como tal el área que rodea a un árbol, de la cual éste obtiene los elementos necesarios para su desarrollo. Se estima como una medida de la densidad más adecuada en relación con la caracterización de un árbol particular y con una potencialidad de crecimiento (Gunkel, 1980).

Frecuencia

La frecuencia de una especie en un rodal, o número de veces que ella se presenta en un número determinado de puntos o parcelas de muestreo, se expresa como una fracción del total de puntos, generalmente en porcentaje, conocido como índice de frecuencia, que se usa para comparar distintas comunidades. En esta medición no se cuentan los individuos en las parcelas, sino que sólo se registra su presencia.

La frecuencia como indicador cuantitativo de la abundancia es una medición relativa, no absoluta, porque el resultado depende en parte del tamaño y forma de la parcela, el tamaño de la planta y la distribución horizontal de los individuos de la especie (Kershaw, 1973; Mueller - Dombois y Ellenberg, 1964).

En la Figura 2.17a se puede apreciar que los tamaños de parcela A y B entregarán valores distintos de frecuencia de la especie representada mediante puntos en la comunidad hipotética de la figura. El tamaño A con muy alta probabilidad indicará una frecuencia de 100%, mientras que el tamaño B, con mucha seguridad caerá en espacios vacíos y dará un porcentaje de frecuencia menor para la misma comunidad. De aquí se desprende que para

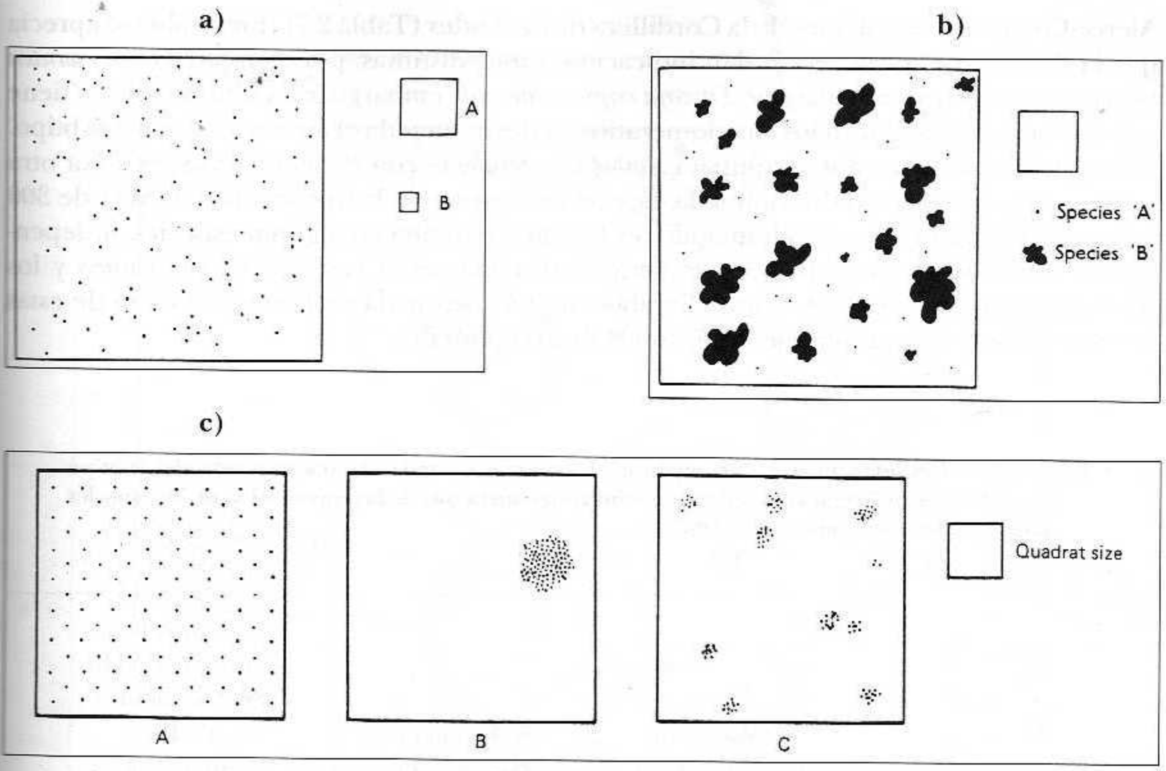


Fig. 2.17. – *Factores de que depende el valor de frecuencia* a) *Tamaño de parcela;* b) *Tamaño o tipo de especie;* c) *Tipo de distribución espacial.*

comparar las frecuencias de una especie en dos comunidades distintas, es necesario usar el mismo tamaño de parcela de muestreo en ambas.

En la Figura 2.17b se representa una comunidad con dos tipos de especie de tamaños distintos, A y B, de las cuales se mide su frecuencia con un tamaño de parcela. Ambas especies tienen el mismo número de individuos por hectárea en la comunidad, sin embargo al medir la frecuencia con el tamaño de parcela de la Figura 2.17b, la especie B tenderá a aparecer en todas las parcelas y, por lo tanto, mostrará una frecuencia más alta que la especie A. Cuando se trata de medición de frecuencia de árboles, esta desventaja del método de parcelas para frecuencia con seguridad no tendrá validez.

Naturalmente, el tipo de distribución espacial será determinante de la frecuencia obtenida al comparar una especie, o especies, con distinta distribución en tres comunidades, con un mismo tamaño de parcela. La Figura 2.17c muestra por sí sola que la frecuencia de la especie con la distribución regular de la comunidad A será muy alta, mientras que para la comunidad B, con distribución agrupada, la frecuencia será muy baja, en tanto que para C será intermedia. Esto último demuestra que la frecuencia es una medición que no indica realmente abundancia, como la densidad. Lo que realmente señala la frecuencia es una referencia o indicación del grado de homogeneidad o heterogeneidad de la distribución de una especie en un área.

Un ejemplo de esta utilidad de la medición de la frecuencia en trabajos forestales se puede analizar a través de regeneración en comunidades de *Fitzroya cupressoides* en el subtipo

Alerce-Coigüe de Magallanes de la Cordillera de los Andes (Tabla 2.7). En la tabla se aprecia que la densidad y la frecuencia dan indicaciones muy distintas; por ejemplo, *Drimys winteri* posee una densidad más alta que *Fitzroya cupressoides*; sin embargo, esta última especie tiene una frecuencia más alta en los conglomerados, es decir, en toda el área evaluada del subtipo. Algo parecido se observa si se compara *Nothofagus betuloides* con *Podocarpus nubigena*. Por otra parte, en los conglomerados donde la especie está presente, la frecuencia obtenida de 300 subparcelas de 2 m^2 por conglomerado, es bastante más alta en algunas especies, independientemente de su frecuencia en el área total, como es el caso de *Drimys winteri* y los *Nothofagus*. Ello se explica por una distribución más agrupada de la regeneración de estas especies, si se compara, por ejemplo, con la de las coníferas.

Tabla 2.7. – Densidad total y porcentaje de frecuencia en toda el área evaluada del subtipo Alerce-Coigüe de Magallanes, y dentro de los conglomerados, de la regeneración de las especies componentes (De Donoso *et al.*, 1987).

Especie	Nº plantas de 0-150 cm altura por Ha ± D.E. (densidad)	% Frecuencia en 20 conglomerados (60 parcelas de 500 m^2) del subtipo	% Frecuencia en subparcelas de 2 m^2 dentro de los conglomerados con presencia de la especie
Fitzroya cupressoides	12442 ± 18224	95	25,41 ± 18,08
Drymis winteri	30303 ± 62928	85	47,64 ± 33,70
Nothofagus betuloides	18623 ± 22791	70	43,89 ± 23,51
Podocarpus nubigena	3875 ± 3553	85	18,91 ± 13,40
Nothofagus nitida	2269 ± 5924	30	37,70 ± 14,24
Pilgerodendron uvifera	1424 ± 2651	55	4,50 ± 2,84
Laurelia philippiana	504 ± 261	15	2,78 ± 0,96
Weinmannia trichosperma	58 ± 261	5	1,67 ± 0
Caldluvia paniculata	8 ± 37	5	1,67 ± 0

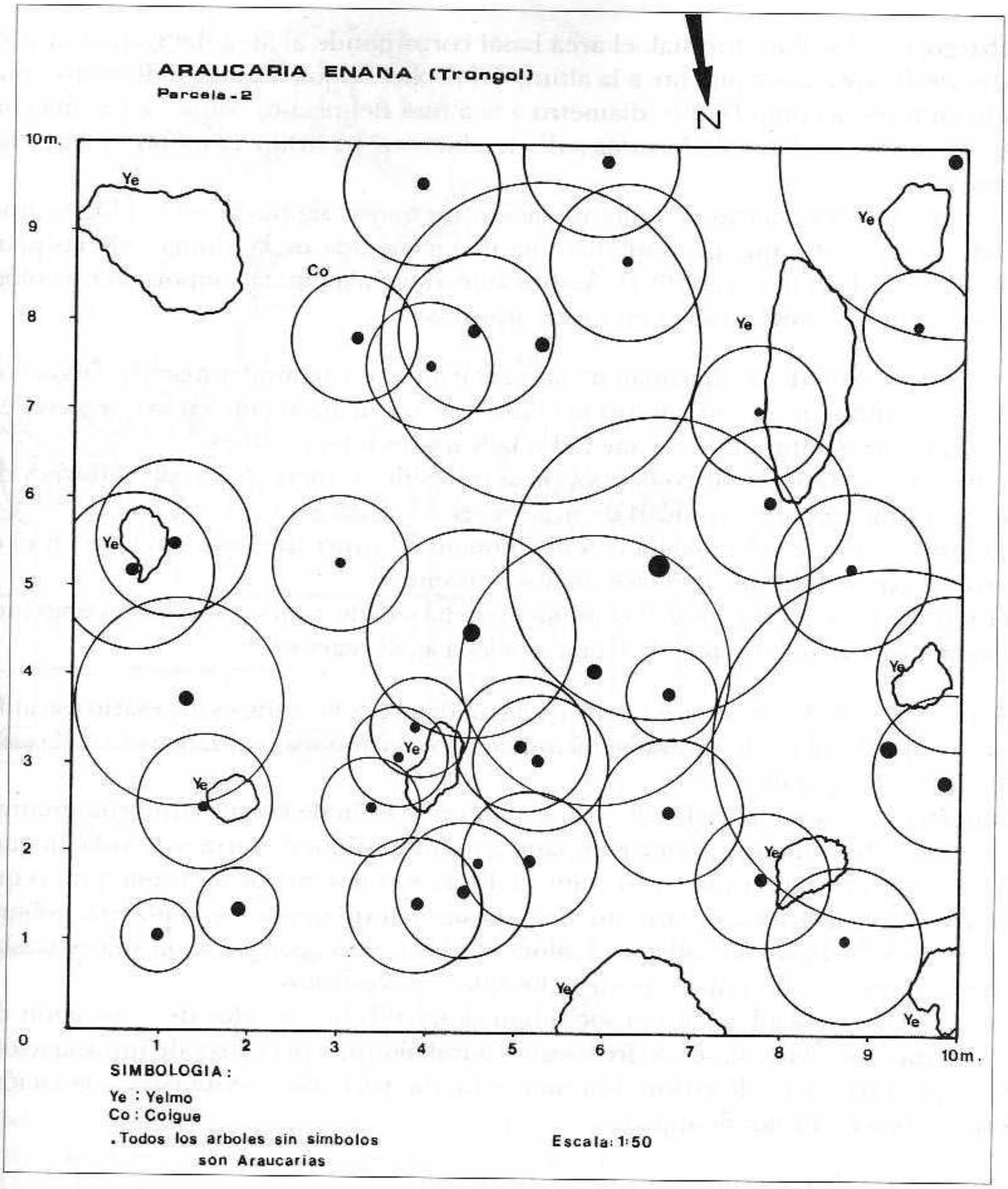

ARAUCARIA ENANA (Trongol)
Parcela - 2
N
10m.
9
8
7
6
5
4
3
2
1
0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10m.
Ye
Co
SIMBOLOGIA :
Ye : Yelmo
Co : Coigue
. Todos los arboles sin simbolos son Araucarias
Escala: 1:50

Fig. 2.18. – *Representación de la cobertura de copas y del área basal en matorral de* Araucaria araucana *enana, Trongol Cordillera de Nahuelbuta (Donoso et al., 1989).*

Cobertura

Generalmente se define como cobertura a la proporción del suelo o piso de la comunidad vegetal ocupada por la proyección de las partes aéreas del vegetal —en el caso de los árboles, por la copa—, en cuyo caso se expresa como porcentaje de cobertura para una superficie o un rodal determinados (Figura 2.18). Otra forma de expresar la cobertura es sobre la base de la proyección vertical del área del tronco sobre la superficie del suelo, es decir, del área basal, entendiendo como tal al área que ocupa el tronco en la superficie del suelo (Fig. 2.18).

Sin embargo, en el ámbito forestal, el área basal corresponde al área del tronco medida a 1,30 m, es decir, aproximadamente a la altura del pecho de quien mide el diámetro, punto conocido en forestal como Dap (= diámetro a la altura del pecho), y que se calcula con el valor del diámetro, mediante la fórmula $\pi d^2/4$, o bien πr^2 (d = Dap, r = radio). El área basal se expresa en m^2.

Se estima que la cobertura es una medición de mayor significación ecológica que la densidad, por el hecho que proporciona una mejor medida de la biomasa de las plantas (Mueller - Dombois y Ellenberg 1964). Ambos autores señalan que la importancia ecológica de la biomasa de las plantas radica en varios aspectos:

- Es una indicación de la capacidad de la vegetación para acumular material orgánico.
- Tiene gran influencia en el microclima del rodal, particularmente en lo que se refiere a la luz, a la temperatura y a la humedad relativa, y sus interacciones.
- Influye en el régimen hídrico del bosque a través de la intercepción de la lluvia y de la tasa de transpiración por unidad de superficie.
- Está estrechamente relacionada con el volumen de nutrientes que circulan en el ecosistema, es decir, influye en el ciclo de los nutrientes.
- La cantidad y características de la biomasa vegetal son de gran importancia como fuente de alimento y de refugio para la fauna asociada a esa vegetación.

Para poder evaluar la biomasa vegetal del rodal mediante cobertura, es necesario estratificar a la comunidad, de tal modo que la medición de la cobertura sea realizada para cada estrato vertical en forma separada.

También es una ventaja de la cobertura, como medición de la estructura cuantitativa de la vegetación, el hecho que permite comparar a todos los tipos de formas de vida, lo que no es posible mediante la densidad o frecuencia. Es importante destacar en este punto que si se mide la cobertura de todos los estratos del bosque en términos de porcentaje de cobertura de copas, habrá alta probabilidad que el valor exceda el 100%, porque se producen traslapos de las copas entre las diferentes especies y los diferentes estratos.

Las escuelas fitosociológicas europeas han desarrollado métodos de estimación de la cobertura, que son de uso bastante frecuente en trabajos prospectivos y de investigación en bosques. Quizás la escala de estimación más utilizada, particularmente para vegetación de sotobosque, es la de Braun Blanquet:

Menos de 1% de cobertura = +
1 - 5 % = 1
6 - 25 % = 2
26 - 50 % = 3
51 - 75 % = 4
76 - 100 % = 5

Sin embargo existen diversos métodos para medir con relativa precisión la cobertura, los que se usan alternativamente, según la clase de vegetación y los objetivos del estudio. Entre ellos se pueden mencionar:

Método del diámetro de la copa. Es similar a la medición del área basal de los árboles. Con dos cuerdas o huinchas de medir se miden dos diámetros de las copas de los árboles o arbustos, idealmente el mayor y el menor, puesto que las copas no son estrictamente circulares; esto se hace con las cuerdas en el piso y la proyección de los puntos correspondientes del

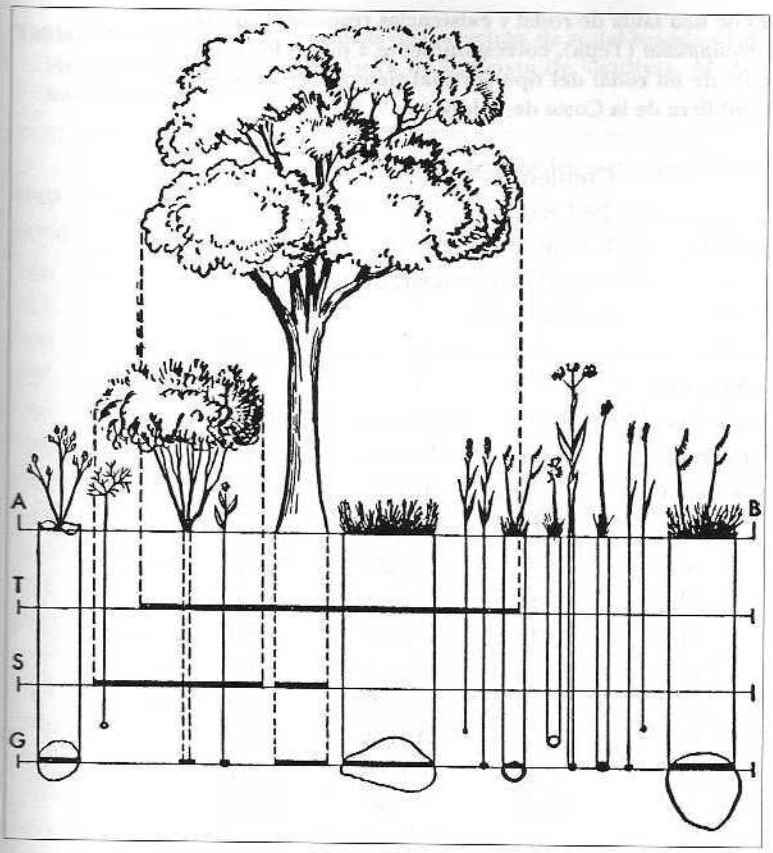


Figura 2.19. – *Vista lateral de una línea (A-B) en el método de líneas interceptadas (A= nivel de árbol; M= nivel de arbusto; S= nivel del suelo). (Gates, 1949).*

perímetro de las copas. Con estas dos mediciones se obtiene la cobertura de copas del individuo mediante la fórmula:

$$\text{Cobertura de copas} = (D1 + D2 / 4)^2\,\pi$$

Este método sirve sólo para algunos árboles o una superficie muy pequeña con bosque.

Método de los puntos interceptados. Para medir cobertura de copas en bosques se usa con frecuencia el método de puntos interceptados, a través del aparato conocido como "cuerno de Alce". Éste consiste en un periscopio con forma de una caja en cuyo fondo lleva un espejo fijo en un ángulo de 45°. En la punta del periscopio va una malla cuadriculada de 25 puntos. El periscopio se sostiene con la cuadrícula hacia arriba nivelado con un sistema de nivelación que lleva en su interior y se observa por la mira hacia el espejo. En él se observa el número de puntos de la cuadrícula, que son interceptados por las copas y se cuentan. Esto se repite en varios puntos o estaciones en el rodal, con lo que se obtiene un número de puntos interceptados que representan el porcentaje de cobertura de las copas.

Un método basado en el mismo principio de los puntos interceptados es el de fotos al dosel con un lente hemisférico (fish - eye); cada foto vertical incluye una extensa superficie del dosel (170 a 180°). Con este método se obtiene una estimación del porcentaje de luz bloqueada por el dosel.

Método de líneas interceptadas. Esencialmente consiste en extender una cuerda sobre el piso del bosque o el suelo y se registran en medida de longitud las copas que interceptan la línea,

Tabla 2.8. – Ejemplo de una tabla de rodal y existencias resumida para la especie *Laurelia philippiana* (Tepa), correspondiente a parte de la información obtenida de un rodal del tipo forestal siempreverde de 65 hectáreas en la Cordillera de la Costa de Valdivia.

Predio = Cumleufu.
Especie = 19 Tepa.
Superficie de referencia = Hectárea (Ha).
Base = 3 unidades muestrales (parcelas de 1.500 m^2)

Clase de diámetro (cm)	Número árboles/ hectárea Densidad	Área basal (m^2)	Volumen bruto (m^3)	Volumen aserrable (p.m.)
10	18	0,17	0,54	0,0
15	4	0,07	0,25	0,0
20	13	0,37	1,92	0,0
25	4	0,20	1,27	0,0
30	11	0,79	5.31	0,0
35	13	1,30	9.26	0,0
40	13	1,64	10,23	0,0
45	22	3,49	24,46	66,4
50	4	0,86	5,90	70,2
55	4	1,00	5,39	32,5
60	7	1,78	14,45	96,8
75	4	2,04	15,89	182,5
85	2	1.32	10,70	0,0
Total	119	15,02	105,58	448,4

Fuente: Donoso *et al.* (1987).

con la precisión que se desea (Figura 2.19). El registro se efectúa por especies y si las copas de los distintos estratos se traslapan, la cobertura se mide para cada estrato. El método tiene la ventaja de ser más rápido y apto para medir cobertura en grandes superficies y, especialmente, para bosques y vegetación leñosa. La precisión del método depende a su vez de la precisión que se obtenga con la proyección vertical de las copas sobre la cuerda, la que se hace menor mientras más alto es el estrato y menor es la visibilidad. Se recomienda el empleo de una vara de unos 3 m de largo para con ella lograr una mayor precisión de la proyección desde el borde de la copa hasta la línea interceptada.

Estructura de un rodal

En las evaluaciones forestales es común la realización de inventarios que, generalmente, han estado destinados a fines comerciales de extracción y explotación. Sin embargo, de ellos es posible obtener la información que requiere un análisis ecológico de un rodal forestal, análisis que es necesario e ineludible para una adecuada planificación silvicultural de un bosque que se pretende intervenir con algún objetivo y con criterio forestal.

Tabla 2.9. – Ejemplo de un análisis de estructura de rodal basado en densidad en un bosque del tipo forestal siempreverde de la Cordillera de la Costa de Valdivia, medida en 12 parcelas de 1.500 m^2 cada una (25 x 60 m)

Dap	Número de árboles por especie por hectárea									
(cm)	1*	2*	3*	4*	5*	6*	7*	8*	9*	*Total*
10	0	20	4	7	3	4	2	2	1	43
15	1	20	1	14	7	6	3	2	2	56
20	1	9	1	22	6	8	10	1	0	58
25	0	2	1	28	6	2	7	2	3	51
30	0	3	1	19	4	3	7	4	1	42
35	1	1	1	15	3	0	6	6	1	34
40	1	1	1	9	1	1	4	11	1	30
45	0	1	1	9	3	1	4	11	1	31
50	0	1	1	2	0	3	3	9	1	20
55	3	0	1	3	1	1	3	13	1	26
60	1	0	0	2	1	1	3	9	2	19
65	1	0	1	1	0	1	4	8	0	16
70	2	0	1	0	0	1	0	4	3	11
75	2	0	0	0	1	0	1	4	2	10
80	1	0	0	0	0	1	1	3	0	6
85	1	0	0	1	0	0	1	1	0	4
90	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
95	0	0	0	0	0	1	1	2	1	5
100	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2
110	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
120	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2
150	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Total	16	58	15	133	36	34	61	95	21	469

Fuente: Donoso *et al.*, 1987.

1* = Persea lingue, 2* = Gevuina avellana, 3* = Drimys winteri, 4* = Saxegothaea conspicua, 5* = Podocarpus nubigena, 6* = Amomyrtus meli, 7* = Laurelia philippiana, 8* = Weinmannia trichosperma, 9* = Eucryphia cordifolia.

La información que se obtiene en estos inventarios se entrega normalmente en tablas de rodal y existencias por especie. Cada tabla por especie entrega para distintas clases de análisis, los valores de densidad en número de árboles por hectárea, de área basal en m^2 y de volumen bruto en m^3. El volumen se puede entregar además segregado en volúmenes para diferentes usos posibles, pero generalmente es de más interés el volumen bruto y el volumen aserrable, que se entrega en pulgadas madereras, pero que también se podrían entregar en m^3 (la conversión utilizada es de aproximadamente 20 pulgadas madereras por m^3 en pie) (Tabla 2.8).

El mismo tipo de tabla que el de la Tabla 2.8 se obtiene para cada una de las especies componentes del rodal y también para el conjunto de todas las especies.

Para efectos de análisis, de las tablas de rodal y existencias se puede obtener una tabla de densidad por especie y por clase de diámetro que permite visualizar rápidamente la estructura del rodal (Tabla 2.9). Para hacer más clara una visualización sería necesario tener

Tabla 2.8. – Ejemplo de una tabla de rodal y existencias resumida para la especie *Laurelia philippiana* (Tepa), correspondiente a parte de la información obtenida de un rodal del tipo forestal siempreverde de 65 hectáreas en la Cordillera de la Costa de Valdivia.

Predio = Cumleufu.
Especie = 19 Tepa.
Superficie de referencia = Hectárea (Ha).
Base = 3 unidades muestrales (parcelas de 1.500 m^2)

Clase de diámetro (cm)	Número árboles/ hectárea Densidad	Área basal (m^2)	Volumen bruto (m^3)	Volumen aserrable (p.m.)
10	18	0,17	0,54	0,0
15	4	0,07	0,25	0,0
20	13	0,37	1,92	0,0
25	4	0,20	1,27	0,0
30	11	0,79	5.31	0,0
35	13	1,30	9.26	0,0
40	13	1,64	10,23	0,0
45	22	3,49	24,46	66,4
50	4	0,86	5,90	70,2
55	4	1,00	5,39	32,5
60	7	1,78	14,45	96,8
75	4	2,04	15,89	182,5
85	2	1.32	10,70	0,0
Total	119	15,02	105,58	448,4

Fuente: Donoso *et al.* (1987).

con la precisión que se desea (Figura 2.19). El registro se efectúa por especies y si las copas de los distintos estratos se traslapan, la cobertura se mide para cada estrato. El método tiene la ventaja de ser más rápido y apto para medir cobertura en grandes superficies y, especialmente, para bosques y vegetación leñosa. La precisión del método depende a su vez de la precisión que se obtenga con la proyección vertical de las copas sobre la cuerda, la que se hace menor mientras más alto es el estrato y menor es la visibilidad. Se recomienda el empleo de una vara de unos 3 m de largo para con ella lograr una mayor precisión de la proyección desde el borde de la copa hasta la línea interceptada.

Estructura de un rodal

En las evaluaciones forestales es común la realización de inventarios que, generalmente, han estado destinados a fines comerciales de extracción y explotación. Sin embargo, de ellos es posible obtener la información que requiere un análisis ecológico de un rodal forestal, análisis que es necesario e ineludible para una adecuada planificación silvicultural de un bosque que se pretende intervenir con algún objetivo y con criterio forestal.

Tabla 2.9. – Ejemplo de un análisis de estructura de rodal basado en densidad en un bosque del tipo forestal siempreverde de la Cordillera de la Costa de Valdivia, medida en 12 parcelas de 1.500 m^2 cada una (25 x 60 m)

Dap (cm)	Número de árboles por especie por hectárea									
	1*	2*	3*	4*	5*	6*	7*	8*	9*	*Total*
10	0	20	4	7	3	4	2	2	1	43
15	1	20	1	14	7	6	3	2	2	56
20	1	9	1	22	6	8	10	1	0	58
25	0	2	1	28	6	2	7	2	3	51
30	0	3	1	19	4	3	7	4	1	42
35	1	1	1	15	3	0	6	6	1	34
40	1	1	1	9	1	1	4	11	1	30
45	0	1	1	9	3	1	4	11	1	31
50	0	1	1	2	0	3	3	9	1	20
55	3	0	1	3	1	1	3	13	1	26
60	1	0	0	2	1	1	3	9	2	19
65	1	0	1	1	0	1	4	8	0	16
70	2	0	1	0	0	1	0	4	3	11
75	2	0	0	0	1	0	1	4	2	10
80	1	0	0	0	0	1	1	3	0	6
85	1	0	0	1	0	0	1	1	0	4
90	1	0	0	0	0	0	0	0	0	1
95	0	0	0	0	0	1	1	2	1	5
100	0	0	0	0	0	0	1	1	0	2
110	0	0	0	0	0	0	0	1	0	1
120	0	0	0	0	0	0	0	1	1	2
150	0	0	0	1	0	0	0	0	0	1
Total	16	58	15	133	36	34	61	95	21	469

Fuente: Donoso *et al.*, 1987.

1* = Persea lingue, 2* = Gevuina avellana, 3* = Drimys winteri, 4* = Saxegothaea conspicua, 5* = Podocarpus nubigena, 6* = Amomyrtus meli, 7* = Laurelia philippiana, 8* = Weinmannia trichosperma, 9* = Eucryphia cordifolia.

La información que se obtiene en estos inventarios se entrega normalmente en tablas de rodal y existencias por especie. Cada tabla por especie entrega para distintas clases de análisis, los valores de densidad en número de árboles por hectárea, de área basal en m^2 y de volumen bruto en m^3. El volumen se puede entregar además segregado en volúmenes para diferentes usos posibles, pero generalmente es de más interés el volumen bruto y el volumen aserrable, que se entrega en pulgadas madereras, pero que también se podrían entregar en m^3 (la conversión utilizada es de aproximadamente 20 pulgadas madereras por m^3 en pie) (Tabla 2.8).

El mismo tipo de tabla que el de la Tabla 2.8 se obtiene para cada una de las especies componentes del rodal y también para el conjunto de todas las especies.

Para efectos de análisis, de las tablas de rodal y existencias se puede obtener una tabla de densidad por especie y por clase de diámetro que permite visualizar rápidamente la estructura del rodal (Tabla 2.9). Para hacer más clara una visualización sería necesario tener una estimación de las alturas de los árboles, lo que es difícil de obtener en una tabla de este tipo. Ella se puede lograr mediante un perfil vertical (Figura 2.7) o mediante la clasificación de copas que se expresa en la Figura 2.11.

Con la información de la Tabla 2.9 se puede lograr una comprensión de la estructura del rodal e interpretar el estado de desarrollo y la dinámica de cada especie y del rodal en conjunto. Este tipo de análisis se discutirá en la III y IV partes del libro. La información de la Tabla 2.9 se puede complementar con la de área basal por especie y por clase de diámetro por hectárea, multiplicando el Dap por π d^2 /4 y por el número de árboles. Sin embargo, esa información va en la tabla de rodal y existencias (Tabla 2.8) y no es necesario calcularla especialmente. En todo caso es importante para el análisis la información de área basal, así como la de volumen, pues definen la dominancia de una especie en el rodal (Tabla 2.3 y texto correspondiente).

Además de la información relacionada con número de árboles y área basal que indican la densidad y en alguna medida la cobertura, la presencia o ausencia de las especies en las parcelas de muestreo puede ser un indicador de la frecuencia en las evaluaciones o inventarios forestales corrientes. Es muy importante en estos trabajos tomar también la información correspondiente a la vegetación del sotobosque y a la regeneración de las especies forestales que se registran en las tablas de rodal. Generalmente esta información se obtiene de subparcelas de 2 a 9 m^2 ubicadas al azar y sistemáticamente dentro de las parcelas de inventario. La vegetación del sotobosque se registra generalmente sólo como presencia y se la expresa como porcentaje de frecuencia de cada especie en las parcelas y subparcelas de muestreo. La regeneración por especie se presenta, además, como número de plantas por clase de altura (Tabla 2.7), y es posible también representar a los brinzales, o individuos mayores de 5 cm hasta los 10 cm de Dap, si no han sido registrados en el inventario por clases de diámetro.

CAPÍTULO III

VARIACIÓN ESPACIAL DE LAS COMUNIDADES

1. Conceptos

La concepción de comunidades forestales, tipos forestales, asociaciones o formaciones, así como toda la discusión acerca de la estructura de ellas, se basa en la idea de una entidad claramente diferenciable de otras del mismo género. Sin embargo, a esta altura es conveniente destacar que desde hace ya largo tiempo se viene desarrollando una controversia alrededor del concepto de comunidad. La controversia tiene su origen en el hecho real y tangible que la vegetación es extremadamente compleja debido a que cambia no sólo en el espacio sino que también en el tiempo, y es frecuentemente modificada por cambios en las condiciones ambientales debidas a situaciones de azar y a diferentes tipos de alteraciones naturales o antrópicas.

Si escalamos la Cordillera de la Costa desde el Océano Pacífico hacia la cumbre a la altura del paralelo 40 latitud sur, nos encontraremos con que pasamos rápidamente, a la altura de los 600 m aproximadamente, desde un bosque siempreverde compuesto por muchas especies a uno caracterizado por la conífera *Fitzroya cupressoides.* La impresión frente a esa observación es que se está entre dos comunidades muy diferentes entre sí, lo que es efectivo en cierta medida, puesto que si nos detenemos alrededor de los 300 m de altitud y analizamos la estructura de una hectárea de esa vegetación, nos vamos a encontrar con el bosque de la Tabla 3.1 a, mientras que si hacemos lo mismo alrededor de los 750 m de altitud, el bosque que surgirá será el que muestra la Tabla 3.1 b. Es evidente que se trata de dos comunidades diferentes, tanto en lo que se refiere a composición florística como a densidad y proporción de participación de las especies, sin considerar otras características que no están en la Tabla 3.1, como sotobosque, frecuencia y dominancia de las especies en términos de cobertura o área basal. Sin embargo, si se efectúa un muestreo más continuo a lo largo de toda la pendiente, desde los bosques próximos a la costa hasta los del límite altitudinal, vamos a encontrar mayor dificultad en diferenciar a las comunidades representadas por cada área de muestreo (Tabla 3.2).

En esta tabla se observa que algunas especies, como *Aextoxicon punctatum* y *Eucryphia cordifolia* disminuyen su densidad hasta desaparecer a medida que aumenta la altitud, mientras que con *Fitzroya cupressoides* y *Weinmannia trichosperma* ocurre lo contrario y otras especies presentan variaciones similares o algo más erráticas.

La observación de las comunidades vegetales vistas como se presentan en las tablas 3.1 y 3.2 conduce a la discusión sobre si la comunidad es un ente concreto bien definido en el espacio y el tiempo (Tabla 3.1), o es simplemente una abstracción obtenida de la vegetación que varía continuamente en el espacio (Tabla 3.2). En relación con esta controversia se han desarrollado dos escuelas de pensamiento que se ubican en los polos del problema. Una se ha denominado la hipótesis de la *comunidad tipo* o comunidad discreta; la otra se refiere a la variación continua de la vegetación y se conoce como la hipótesis del *continuum* (Scott, 1974).

El concepto de la comunidad tipo representado a través de la Tabla 3.1, tiene su origen

Tabla 3.1. – Estructura en términos de composición y densidad de dos comunidades distintas en la Cordillera de la Costa de Valdivia.

a) 260 msnm		b) 750 msnm	
Especie	Densidad/Ha	Especie	Densidad/Ha
Laurelia philippiana	434	*Fitzroya cupressoides*	1.123
Amomyrtus luma	1.055	*Drimys winteri*	220
Aextoxicon punctatum	346	*Pilgerodendron uvifera*	24
Eucryphia cordifolia	225	*Nothofagus nitida*	111
Lomatia ferruginea	409	*Nothofagus betuloides*	103
Amomyrtus meli	263	*Saxegothaea conspicua*	145
Peryphyllun diecanthordes	67	*Podocarpus nubigena*	78
Gevuina avellana	87	*Weinmannia trichosperma*	36
Podocarpus nubigena	17	Otras	28
Weinmannia trichosperma	9		
Drimys winteri	18		
Otras	404		
Total	3.334	Total	1.868

Fuente: Veblen *et al.* (1981); Donoso *et al.* (1987).

en las ideas de Clements (1916, 1928) y Tansley (1920). Comparando el desarrollo sucesional, o desarrollo en el tiempo, de una comunidad vegetal con el ciclo vital de un organismo, Clements concluyó que ambos nacen, crecen, maduran, se reproducen y mueren. Según él, cada etapa sucesional de una comunidad representa una etapa de la vida de ese super organismo. Clements estableció, por consiguiente, una homología o identidad entre un organismo y una comunidad, punto de vista que ha sido objeto de mucha crítica. Se ha señalado, por ejemplo, que los individuos de una comunidad no están normalmente conectados entre sí, como los tejidos y órganos de un organismo; los órganos de un organismo se desarrollan desde una condición de juventud a una de vejez hasta la senilidad y muerte, mientras que las poblaciones vegetales, que en la analogía representan a los órganos de un organismo, se intergradan con otras poblaciones por las cuales son reempla-

Tabla 3.2. – Estructura en términos de composición y densidad de una secuencia de rodales muestreados desde los 200 hasta los 750 msnm en la ladera occidental de la Cordillera de la Costa de Valdivia.

	Número de árboles por hectárea (densidad) *Altitud* (msnm)						
Especie	260	560	660	700	700	750	800
Laurelia philippiana	434	250	167	475	364	0	0
Amomyrtus luma	1.055	170	293	677	674	123	23
Aextoxicon punctatum	346	55	0	0	0	0	0
Eucryphia cordifolia	225	120	9	10	0	0	0
Lomatia ferruginea	409	111	1.078	159	197	15	0
Amomyrtus meli	263	5	57	31	49	0	0
Dasyphyllum diacanthoides	67	142	232	28	0	0	0
Gevuina avellana	87	0	367	200	5	0	0
Podocarpus nubigena	17	3	119	67	23	15	0
Weinmannia trichosperma	9	8	0	3	559	472	46
Drimys winteri	18	45	324	492	1.469	40	370
Saxegothaea conspicua	0	8	301	177	849	1.213	301
Nothofagus nitida	0	0	0	80	667	190	116
Fitzroya cupressoides	0	0	0	0	54	1.236	333
Embothrium coccineum	0	0	0	0	15	0	0
Tepualia stipularis	0	0	0	0	0	0	46
Otras	404	145	175	180	73	21	0
Total	3.334	1.062	3.122	2.579	4.998	3.325	1.235

Fuente: Veblen *et al.* (1981); Tupper (1983).

zadas total o parcialmente a través de eventos naturales bruscos o graduales o mediante la acción de la competencia.

Tansley (1920) hizo una crítica al concepto organísmico de Clements señalando varias diferencias fundamentales entre los conceptos de organismo y comunidad. Sin embargo, él también señaló que las comunidades pueden ser descritas como un organismo, empleando el término más adecuado de cuasiorganismo, y estudiándolas como un todo, holísticamente, idea desde donde desprendió el concepto de ecosistema (Tansley, 1935).

El concepto organísmico de la comunidad también es apoyado por Braun-Blanquet (1928, 1932) y la Escuela fitosociológica de Zürich-Montpellier, quienes clasifican a las comunidades de manera similar a como los organismos son clasificados en grupos taxonómicos. Braun-Blanquet consideró a la comunidad vegetal como la unidad básica de clasificación de la vegetación del mismo modo como la especie es la unidad básica de las clasificaciones taxonómicas, lo que refleja que su concepto de comunidad es, como el de especie, el concepto de un organismo.

De acuerdo con el concepto de la comunidad tipo, se supone a la vegetación como compuesta por unidades o comunidades bien delimitadas y definidas por factores ecológicos que les dan características particulares. Esta comunidad tipo es conocida bajo el nombre de asociación por la Escuela fitosociológica de Zürich-Montpellier, para la cual constituye la unidad básica de la vegetación y es vista como un organismo y comparable con la especie taxonómica.

Si se encuentran dos comunidades discretas contiguas en el terreno se apreciará que ellas responden a cambios abruptos que se presentan en el sitio o a una *historia vegetacional* completamente diferente (Spurr y Barnes, 1980). Las diferencias de sitio muy abruptas, que pueden originar cambios bruscos de tipos de bosques o de vegetación pueden derivar de:

a) Cambios abruptos en material parental que originan suelos muy diferentes. Por ejemplo, en la ladera oriental de la Cordillera de la Costa el suelo de la parte alta está desarrollado en micaesquistos, y sobre él crece un bosque constituido por *Fitzroya cupressoides, Nothofagus nitida, Nothofagus betuloides,* y varias especies de latifoliadas y podocarpáceas tolerantes; mientras que hacia el valle central los suelos corresponden a trumaos, a cenizas volcánicas, donde junto a muchas latifoliadas y podocarpáceas, que aquí se desarrollan mejor, crecen *Nothofagus dombeyi, Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua,* en distintos pisos altitudinales.

b) Cambios abruptos en la humedad del suelo debidos a diferencias de drenaje. Ejemplos muy característicos de cambios vegetacionales derivados de este efecto se encuentran en el Llano Central del sur de Chile, donde los ñadis y hualves son ejemplos típicos de una vegetación adaptada a condiciones muy húmedas, distinta de aquella que los rodea (Ferrière, 1982).

c) Cambios abruptos derivados de la posición topográfica que determinan variaciones microclimáticas. Las exposiciones distintas, especialmente norte y sur en la región central y central norte de Chile, marcan bruscos cambios en la vegetación (Armesto y Martínez, 1978). Los rodales de *Austrocedus chilensis* en el sector andino de Neuquén, Argentina, se ubican en exposiciones norte en forma fuertemente contrastada con los de *Nothofagus obliqua* que se desarrollan en exposición sur (Figura 3.1).

El límite arbóreo altitudinal y los bolsones de frío en la montaña son factores topográficos determinantes de cambios fuertes en los factores del clima que, a su vez, determinan cambios bruscos en la vegetación (Donoso, 1981a, págs. 73 - 76).

d) Cambios abruptos derivados de incendios, de talas rasas o de temporales de viento, o de otros eventos que pertenecen a la historia de la vegetación de un área.

Con mayor frecuencia los límites entre dos comunidades discretas son más bien una franja que una línea, situación esta última que raramente se da en la naturaleza. Esta franja constituye una zona de transición entre las dos comunidades, que puede variar en ancho y que se conoce como *ecotono*. Ella posee especies y características ecológicas propias. En las exposiciones más cálidas del Norte y del Oeste principalmente, en la Cordillera de los Andes de Parral (36° latitud sur) crecen bosques puros de *Nothofagus glauca* que limitan alrededor de los 1.100 metros de altitud con bosques también puros de *Nothofagus obliqua*. A esa altitud se produce una zona de transición o ecotono donde coexisten ambas especies de *Nothofagus*. En ese ecotono, el ojo del campesino o del investigador puede apreciar la ocurrencia de un tercer tipo de individuos arbóreos; se trata del híbrido conocido como *Nothofagus leoni* que comparte características de ambos padres y se constituye en una "especie del ecotono" (Donoso y Landrum, 1976, 1979).

Otra típica situación ecotonal se encuentra en el límite arbóreo altitudinal en las montañas, en que el ecotono se caracteriza por individuos aislados o formando islotes de vegetación, de la o las especies arbóreas que llegan a esa altitud, individuos que con frecuencia se desarrollan enanos o achaparrados (Spurr y Barnes, 1980; Donoso, 1981a). Más arriba se encuentra sólo vegetación herbácea o arbustiva de tipo alpino. Spurr y Barnes (1980) realizan una breve e interesante discusión sobre los límites altitudinales alpinos de los árboles.

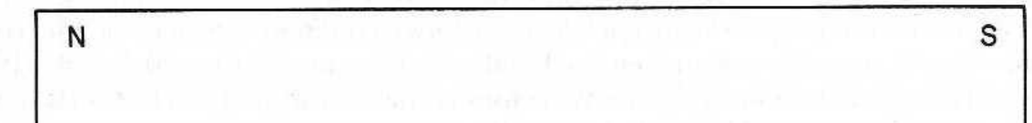

N
S
m.
200
150
100
50
0
A. Chapelco
4
2
1
3
4
1.- Fondo del valle hoy en día sin bosque, con matorral de Baccharis.
2.- Bosque de Roble en exposición Sur
3.- Bosque de Cipres de la Cordillera en exposición Norte
4.- Prados de Stipa de la estepa patagónica

Fig. 3.1. – *Rodales de* Austrocedrus chilensis *y* Nothofagus obliqua, *creciendo en exposición norte y sur, respectivamente, en San Martín de los Andes, Argentina. (Adaptado de Hueck, 1978).*

Quizás uno de los más impactantes ecotonos lo constituye la transición desde la estepa patagónica hacia los bosques húmedos templados en el sector oriental de la Cordillera de los Andes, en Argentina (40° a 41° latitud sur), donde *Austrocedrus chilensis, Lomatia hirsuta, Maytenus boaria* y otras especies menores constituyen elementos característicos del ecotono. (Veblen y Markgraf, 1988; Veblen y Lorenz, 1988).

En contraposición al concepto organísmico de la comunidad que se encuentra expresado en las ideas de Clements y Tansley, así como en las de Braun-Blanquet, surge en 1926 el concepto individualístico de la comunidad vegetal (Gleason, 1926)*, que da origen a la controversia. Gleason señala que la vegetación de un área es sólo el resultado de dos factores: la errática y fluctuante inmigración de plantas en un área donde el medio ambiente es también variable y cambiante. De acuerdo con lo anterior se puede decir que cada especie es un ente que se distribuye en el espacio de acuerdo con sus propias características, que se reproduce y se disemina a una tasa diferente de otras especies y cuya capacidad para establecerse en un hábitat depende del medio ambiente que actúa como una fuerza selectiva sobre las especies. Puesto que cada especie es diferente y sus medio ambientes óptimos son distintos y tiene la capacidad de desarrollarse en rangos muy variados de condiciones medioambientales, el hecho de que un grupo de plantas se encuentre en una misma área es sólo una coincidencia. Gleason enfatiza entonces que las comunidades o asociaciones de plantas no son tales y que no hay dos comunidades perfectamente iguales.

Siguiendo las ideas expuestas por Gleason y confirmadas más tarde por Egler (1947), Cain (1947) y Mason (1947), la comunidad vegetal no sería otra cosa que una agregación fortuita de poblaciones de especies vegetales cuyas amplitudes o rangos ecológicos se traslapan en ciertas localidades, lo que implica que no hay límites bruscos entre ellas y que la vegetación no se puede *clasificar* en unidades discretas.

Como consecuencia del concepto individualístico de la vegetación surge, en contraposición a la comunidad-tipo, el concepto del *continuum* o continuo vegetacional. Este concepto fue introducido a la ecología, en los Estados Unidos, por Curtis y McIntosh (1951) y desarrollado por el mismo equipo de Wisconsin en varios trabajos posteriores (Brown and Curtis 1952; Curtis, 1959; McIntosh, 1967). Ellos indican que el continuum se refiere a una situación donde los rodales de una gran comunidad vegetacional no se segregan en unidades discretas, sino que constituyen una serie que varía continuamente. Puesto que el medio ambiente cambia generalmente en forma gradual, las especies, en respuesta a esa gradualidad y al comportamiento individual de cada una, se distribuyen a su vez gradualmente a lo largo de uno o más gradientes del medio ambiente.

La ordenación de las comunidades a lo largo de gradientes medioambientales nace, entonces, en contraposición a la clasificación. Un método para ordenar las comunidades en relación con un gradiente del medio ambiente es el del continuum desarrollado por Cottam (1949) y Curtis y McIntosh (1951). El método implica una variación continua de la vegetación y que ésta no puede ser clasificada en unidades discretas. En este método los gradientes medioambientales se infieren de la composición de la vegetación (análisis de gradiente indirecto), y se emplean medidas de la abundancia más bien que la sola presencia o ausencia de una especie. A su vez, Whittaker (1956, 1967, 1975), desarrolló el análisis de gradiente directo para ordenar las comunidades en un continuum. Al contrario que en el método indirecto de la Escuela de Wisconsin, en el método directo de Whittaker, la variación medioambiental es determinada previamente, desde el principio, por ejemplo, a través de determinaciones de la humedad del suelo. Obtenida la variación medioambiental, se correlaciona la variación florística para determinar hasta qué punto la variación del medio ambiente conocida coincide con la variación florística encontrada (Whittaker, 1951).

---

* En 1924 Ramensky, en Rusia, había desarrollado también el concepto individualístico en la comunidad vegetal.

2. Evaluación y análisis de la variación espacial de las comunidades

La discusión sobre la naturaleza de las comunidades debe dilucidar en primer lugar si dos rodales o comunidades son o no son discontinuos o discretos, y si las especies que forman las comunidades se organizan o no en grupos discretos (Krebs, 1972).

Para determinar hasta qué punto las especies se agrupan entre sí formando comunidades discretas claramente diferentes a otras comunidades, se pueden usar los métodos para determinar correlación o asociación entre las especies (Capítulo 3). Para comparar comunidades entre sí y determinar el grado de similaridad o disimilaridad existente entre ellas se utilizan los índices correspondientes (McIntosh, 1967). Si las comunidades son discretas, es decir, unidades naturales o asociaciones, deberán consistir en muchos rodales que son muy similares entre sí y, al mismo tiempo, muy diferentes a otros rodales que constituyen otro tipo de comunidad o asociación. Frecuentemente los investigadores interpretan la similaridad entre rodales en forma subjetiva, lo cual tiene validez pero también puede motivar opiniones diferentes. Para zanjar estas diferencias puede ser útil expresar matemáticamente las relaciones de similaridad a través de los llamados índices de similaridad, que son de diferentes tipos (Greig-Smith, 1964; Müeller-Dombois y Ellenberg, 1974).

El *Índice de Jaccard* se basa en la presencia o ausencia de especies en una comunidad, relacionando el número de especies comunes de dos comunidades con el número total de especies.

El índice de similaridad de Jaccard se puede expresar de una de las dos siguientes maneras:

1) $ISj = (c / a + b + c) \times 100$

donde **c** es el número de especies comunes a los dos rodales, **a** es el número de especies únicas del primer rodal y **b** es el número de especies únicas del segundo rodal; o

2) $ISj = (C / A + B - C) \times 100$

donde **A** representa el número total de especies del primer rodal, **B** el número total del segundo rodal y **C** el número de especies comunes a ambos rodales.

Tomando como ejemplo los rodales a 260 y 750 m de altitud de la Tabla 3.2, tenemos, sin considerar otras especies:

1) $ISj = (5 / 6 + 3 + 5) \times 100 = 35{,}71\%$

2) $ISj = (5 / 11 + 8 - 5) \times 100 = 35{,}71\%$

Se han desarrollado varios índices de similaridad, casi todos derivados del de Jaccard. El más conocido entre ellos es el de Sorenssen

$ISs = [c / \frac{1}{2} (A + B)] \times 100$, o

$ISs = (2C / A + B) \times 100$

en que **C** es el número de especies comunes a los dos rodales, **A** es el número total de especies del rodal 1 y **B** el número total del rodal 2.

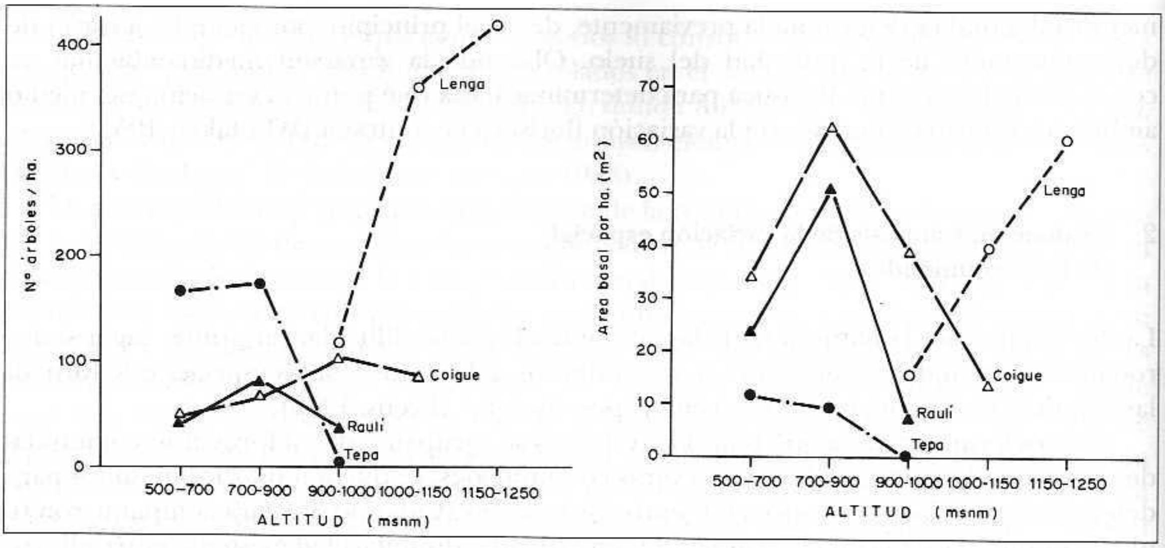


Figura 3.2. – *Variación en el número de árboles y en el área basal por hectárea de cuatro especies a lo largo de un gradiente altitudinal en la Cordillera de los Andes, que muestra el comportamiento individual de las especies que, en general, se distribuyen a lo largo de un continuum (Del autor sobre la base de datos de Veblen et al., 1981).*

Aplicando el Índice de Sorenssen a los mismos datos que el de Jaccard, encontramos

$ISs = (2 \times 5 / 11 + 8) \times 100 = 52{,}63\%$

lo que implica que el Índice de Sorenssen entrega un valor de mayor similaridad entre las dos comunidades que el Índice de Jaccard.

Además del número de especies comunes y únicas presentes en dos comunidades, la similaridad entre ellas es función de la cantidad de especies. Modificaciones cuantitativas del Índice de Jaccard son aquellas de Gleason y de Ellenberg, que usan valores de biomasa de las especies de los rodales; también es posible utilizar del mismo modo otros valores cuantificables como la cobertura relativa en porcentaje (Armesto y Martínez, 1978).

Mueller-Dombois y Ellenberg (1974) presentan un completo análisis de los índices de similaridad.

Los ecólogos que desarrollaron la teoría del *continuum* emplearon las técnicas llamadas análisis de gradiente para estudiar la variación continua de la vegetación en relación con los factores del medioambiente. La más sencilla aplicación de estas técnicas consiste en muestrear la vegetación a lo largo de un gradiente del medioambiente. Lo más común es utilizar el gradiente altitudinal en una ladera o en una montaña. A diferentes altitudes se muestrea la vegetación en parcelas, midiéndose algunos parámetros que señalan la importancia de la vegetación, tales como: la abundancia, medida en términos de número de árboles de la especie por unidad de superficie; o el área basal por especie y por unidad de superficie (Figura 3.2). Estos valores se pueden graficar y entregan una información cuantitativa y visual para ilustrar la continuidad o discontinuidad de la distribución de las especies a lo largo del gradiente (Tablas 3.2, 3.3 y Figura 3.2). El gráfico tendrá en un eje los índices de la vegetación y en el otro los del medio ambiente como se aprecia en la Figura 3.3 que muestra la variación en la cobertura relativa de vegetación arbustiva del tipo forestal esclerófilo en Chile Central, como índice de la vegetación, a través de un gradiente ambiental que varía desde mésico (menor radiación potencial) a xérico (mayor radiación potencial) (Armesto, Gutiérrez y Martínez, 1979).

Tabla 3.3. – Secuencia de rodales muestreados en un gradiente altitudinal en la Cordillera de los Andes de Valdivia.

Especies	N/Ha	AB/Ha (m^2)
Rodal I		
250 - 500 m		
Nothofagus obliqua	22	14,18
Eucryphia cordifolia	62	7,86
Aextoxicon punctatum	504	47,66
Laurelia philippiana	29	0,94
Laurelia sempervirens	3	1,91
Total	620	72,55
Rodal II		
500 - 700 m		
Nothofagus dombeyi	49	34,19
Nothofagus alpina	41	23,68
Laurelia philippiana	167	11,91
Weinmannia trichosperma	40	12,67
Saxegothaea conspicua	147	6,61
Aextoxicon punctatum	67	3,55
Eucryphia cordifolia	87	2,47
Dasyphyllum diacanthoides	34	2,70
Total	632	97,78
Rodal III		
700 - 900 m		
Nothofagus dombeyi	67	62,80
Nothofagus alpina	81	51,09
Laurelia philippiana	174	9,77
Saxegothaea conspicua	175	9,35
Dasyphyllum diacanthoides	81	6,12
Total	578	139,13
Rodal IV		
900 - 1.000 m		
Nothofagus pumilio	117	15,25
Nothofagus dombeyi	101	39,01
Nothofagus alpina	36	7,67
Laurelia philippiana	2	0,06
Total	256	61,99
Rodal V		
1.000 - 1.150 m		
Nothofagus pumilio	361	39,31
Nothofagus dombeyi	85	13,71
Total	450	53,02
Rodal VI		
1.150 - 1.250 m		
Nothofagus pumilio	420	60,05

Fuente: Modificada de Veblen *et al.*, 1981.

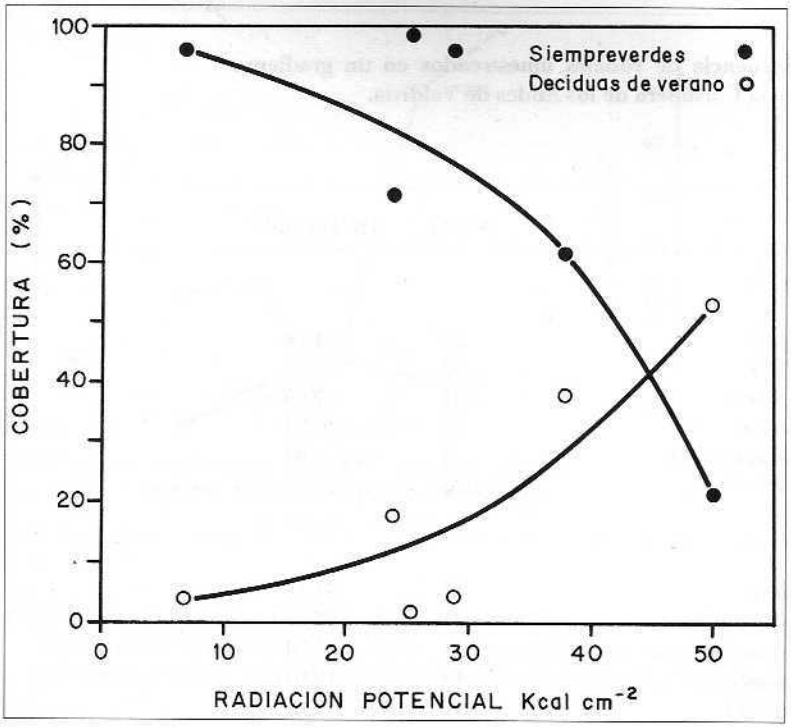


Figura 3.3. – *Variación en el porcentaje de cobertura relativa de las especies dominantes en cada comunidad a través de un gradiente ambiental, desde mésico a xérico (menor a mayor radiación potencial), en el tipo forestal esclerófilo. Las curvas sólo indican tendencias (De Armesto et al., 1979).*

A través de la Tabla 3.3 se observa una clara secuencia que muestra el comportamiento individual de las especies que aparecen en uno o más rodales en función de sus requerimientos del medio ambiente. Por ejemplo, el coigüe común *(Nothofagus dombeyi)* aparece en el Rodal II y luego en el Rodal III, donde aumenta en número de árboles y sobre todo en área basal, reflejando por la relación entre ambos que su importancia se hace mayor en el Rodal III. En el Rodal IV aparece nuevamente con un importante número de árboles, pero con un área basal total que indica que el tamaño de los árboles se hace mucho menor. Finalmente, en el Rodal V la situación señalada para el Rodal IV se hace aún más extrema, debido a las condiciones más rigurosas del medio ambiente. Un análisis similar se puede hacer para las demás especies y rodales.

El gradiente altitudinal integra gradientes de varios factores medioambientales, particularmente temperatura y precipitación, cobertura y duración de la nieve. También puede estar relacionada con gradientes edáficos, como humedad del suelo, profundidad del suelo, etc. El análisis de distribución de las especies o poblaciones a lo largo del gradiente debe considerar algunos criterios fundamentales. Las parcelas y rodales muestreados deben ubicarse en áreas comparables dentro del gradiente, como por ejemplo exposiciones de un mismo tipo, drenaje similar, es decir, excluir casos extremos de humedad, así como también bolsones de frío y, obviamente, áreas plantadas o intervenidas por el hombre en forma notoria. También debe considerarse evitar etapas sucesionales iniciales evidentes y el número de muestras debe ser suficientemente grande en cada nivel de altitud para obtener valores promedios. El resultado de los muestreos será una transección con tablas de rodal como las que muestra la Tabla 3.3, aunque idealmente las muestras deben obtenerse a intervalos de altitud mucho menores y más uniformes.

En esta transección se observa la forma cómo las especies se distribuyen en relación con el gradiente altitudinal y con las otras especies, y también es posible observar los tipos de comunidades que se pueden producir, como puede ser el caso del bosque de Lenga (*Nothofagus pumilio*) puro del Rodal VI.

El equipo de Wisconsin utilizó el análisis del gradiente indirecto para ordenar las comunidades en áreas en que no se encuentra un gradiente específico para medir. Como procedimiento de muestreo emplearon un método puntual basado en la distancia media entre los individuos como una medida de la densidad, método que requiere sólo encontrar una medida del área media ocupada por un individuo en un rodal natural, lo que se logra midiendo y promediando un número adecuado de distancias en el rodal (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). El procedimiento utilizado por el grupo de Wisconsin fue el conocido como "método de los cuartos", desarrollado por Cottam y Curtis (1956). En este método se utiliza la medición de cuatro distancias, a los árboles más próximos, desde un punto de muestreo elegido al azar, que se repite tantas veces como sea necesario en el rodal. En cada punto se traza una línea en el sentido del rumbo que se lleva con la brújula y otra perpendicular que pasa por el punto, de tal modo que se forman cuatro cuadrantes o cuartos. En cada cuarto se mide la distancia desde el punto al árbol más cercano (Figura 3.4).

Las cuatro distancias medidas son promediadas y el cuadrado del promedio (= D^2) corresponde al área media ocupada por cada árbol. El número de puntos necesario para obtener una buena medida dependerá naturalmente de la variabilidad de distancias entre árboles del rodal, pero en general se recomienda el número de 20 puntos (Cottam y Curtis, 1956). En rodales de *Nothofagus glauca* en la Cordillera de los Andes de Parral se determinó estadísticamente un número de 14 puntos como un número necesario para un error del 5% (Donoso, 1978). Este método presenta algunas dificultades o limitaciones:

— Un individuo debe estar ubicado dentro de cada cuarto, lo que hace difícil su aplicación en rodales con espaciamientos muy amplios.

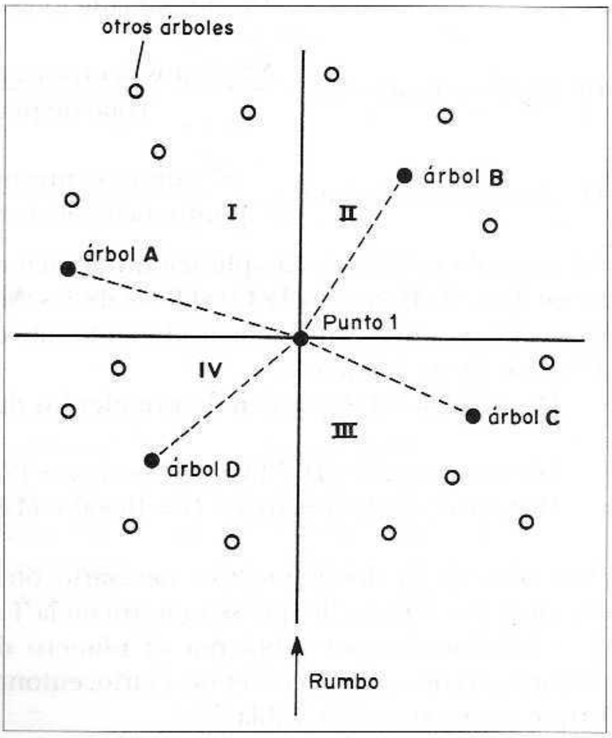


Figura 3.4. – *Aplicación del método puntual de los cuartos (Phillips, 1959).*

— Sólo es aplicable a distribuciones al azar.

— Debido a esto último y a que las especies forestales presentan con frecuencia distribuciones agrupadas, particularmente en bosques mezclados, el método no se puede aplicar a una sola especie en ese tipo de rodales, sino a todas las especies en un amplio rango de tamaños. Si una especie presenta distribución agrupada, el punto tiene alta probabilidad de caer entre las agrupaciones y no dentro de ellas, en cuyo caso las distancias serán mayores que el promedio, lo que implica una sobrestimación del área media y una subestimación de la densidad (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Tomados en conjunto todos los árboles del rodal, su distribución se acerca al azar y, de ese modo, el método de los cuartos es apropiado. La gran ventaja del método es que no requiere de la delimitación de los bordes de las parcelas lo que, sobre todo, significa tiempo.

Los parámetros que se obtienen con la aplicación del método de los cuartos son los siguientes:

1. Especies.
2. Distancia promedio: D = d (suma de todas las distancias) / Nº de distancias medidas.
3. Área media = D^2
4. Densidad absoluta = Área / D^2
5. Densidad relativa = $\frac{\text{Nº individuos de la especie}}{\text{Nº individuos de todas las especies}} \times 100$
6. Diámetro.
7. Área basal total = Área basal promedio x densidad
8. Dominancia de una especie = Área basal media x densidad de la especie
9. Dominancia relativa = $\frac{\text{Dominancia de una especie}}{\text{Dominanciade todas las especies}} \times 100$
10. Frecuencia absoluta = $\frac{\text{Nº puntos ocurrencia de la especie}}{\text{Total de puntos}} \times 100$
11. Frecuencia relativa = $\frac{\text{Nº puntos ocurrencia de la especie}}{\text{Nº puntos ocurrencia de todas las especies}} \times 100$

Un ejemplo teórico de la aplicación del método en un rodal de exposición sur del tipo forestal Roble-Hualo en la Cordillera de los Andes de la región central mediterránea de Chile sirve como ilustración considerando sólo cinco puntos y todos los árboles mayores de 12 cm de Dap (Tabla 3.4).

De la Tabla 3.4 se pueden desprender los siguientes resultados:

Distancia media = D = 36,0 / 20 puntos = 18 m.
Densidad absoluta = Área / D^2= 10000 / $(1,8)^2$ = 3.086 árboles/ha.

Para obtener la dominancia es necesario obtener primero el número de árboles por hectárea por especie, lo que se muestra en la Tabla 3.5. La dominancia absoluta es igual al área basal media por árbol por el número de árboles de la especie. Para calcular la dominancia de cada especie es necesario, entonces, calcular el área basal media por especie, lo que se muestra en la Tabla 3.6.

Tabla 3.4.- Aplicación del método de los cuartos en un rodal de exposición sur del tipo forestal Roble-Hualo en la Cordillera de los Andes de Parral, considerando sólo cinco puntos de un total de 20 y todos los árboles de más de 12 cm de Dap.

Punto de muestreo	Cuarto	Distancia (m)	Especie	Dap
1	1	0,9	*Drimys winteri*	14,5
	2	1,4	*Nothofagus glauca*	51,5
	3	3,7	*Nothofagus obliqua*	26,0
	4	1,8	*Aextoxicon punctatum*	34,0
2	1	1,0	*Dryms winteri*	13,0
	2	0,9	*Drimys winteri*	14,0
	3	1,8	*Drimys winteri*	14,0
	4	1,9	*Drimys winteri*	13,0
3	1	1,0	*Nothofagus glauca*	84,0
	2	1,0	*Drimys winteri*	12,0
	3	1,2	*Nothofagus obliqua*	18,0
	4	2,3	*Nothofagus obliqua*	32,0
4	1	3,0	*Nothofagus glauca*	23,0
	2	1,8	*Drimys winteri*	15,0
	3	1,0	*Drimys winteri*	14,0
	4	2,0	*Nothofagus glauca*	21,0
5	1	3,0	*Nothofagus glauca*	32,0
	2	2,0	*Nothofagus glauca*	27,0
	3	1,6	*Drimys winteri*	14,0
	4	2,7	*Nothofagus obliqua*	34,0
	Total	36,0		

Fuente: Donoso, 1978.

Tabla 3.5. – Obtención del número de árboles por hectárea por especie a partir de la Tabla 3.4.

Especie	Valor porcentual en cuartos	Número de árboles por hectárea
Nothofagus glauca	6/20 = 0,3	0,3 × 3086 = 926,5
Nothofagus obliqua	4/20 = 0,2	0,2 × 3086 = 617,2
Aextoxicon punctatum	1/20 = 0,05	0,05 × 3086 = 154,3
Drimys winteri	9/20 = 0,45	0,45 × 3086 = 1389,3
		Total = 3.086

Fuente: Donoso, 1978.

Tabla 3.6. – Obtención del área basal media para cada especie.

Nothofagus glauca		*Nothofagus obliqua*		*Aextoxicon punctatum*		*Drimys winteri*	
Dap (cm)	AB / Ha (m2)	Dap (cm)	AB / Ha (m^2)	Dap (cm)	AB / Ha (m^2)	Dap (cm)	AB / Ha (m^2)
51,5	0,208	26,0	0,053	34,0	0,091	14,5	0,017
84,0	0,557	18,0	0,025			13,0	0,013
23,0	0,042	32,0	0,080			14,0	0,015
21,0	0,035	34,0	0,091			14,0	0,015
32,0	0,080					13,0	0,013
27,0	0,057					12,0	0,011
						15,0	0,018
						14,0	0,015
						14,0	0,015
AB Total	0,976		0,249		0,091		0,132
AB Media	0,1627		0,062		0,091		0,015

Fuente: Donoso, 1978.

Con los valores de las Tablas 3.5 y 3.6 se calcula la dominancia absoluta de las especies:

Nothofagus glauca : 0,1627 x 926 = 150,66 m^2
Nothofagus obliqua : 0,062 x 617 = 38,25 m^2
Aextoxicon punctatum : 0,091 x 154 = 14,01 m^2
Drimys winteri : 0,015 x 1389 = 20,84 m^2
223,76 m^2 / Hectárea

La frecuencia absoluta se obtiene según la fórmula 10.

Nothofagus glauca = (4 / 5) x 100 = 80%
Nothofagus obliqua = (3 / 5) x 100 = 60%
Aextoxicon punctatum = (1 / 5) x 100 = 20%
Drimys winteri = (5 / 5) x 100 = 100%
260%

Tanto la densidad como la dominancia o la frecuencia absoluta de una especie en un rodal pueden interpretarse como valores de importancia de una especie en una comunidad (Whittaker 1975). ¿Cuál de ellos elige el investigador? Depende de los objetivos del estudio y de la situación particular que se evalúa. En el ejemplo recién calculado, si se consideran sólo densidad y frecuencia, aparece claramente *Drimys winteri* como la especie de mayor importancia en la comunidad; pero la dominancia en términos de Área basal corresponde claramente a *Nothofagus glauca.*

El valor de importancia fue desarrollado por Curtis (1959), que lo definió como la suma de la densidad relativa (fórmula 5), dominancia relativa (fórmula 9) y frecuencia relativa (fórmula 11).

Los valores relativos y el valor de importancia de las especies de la Tabla 3.4 se calculan como sigue:

1. $$\text{Densidad relativa} = \frac{\text{Número árboles de la especie}}{\text{Número árboles todas las especies}} \times 100$$

Nothofagus glauca	(926 /3086) x 100 = 30%
Nothofagus obliqua	(617 /3086) x 100 = 20%
Aextoxicon punctatum	(154 /3086) x 100 = 5%
Drimys winteri	(1389 /3086) x 100 = 45%

2. $$\text{Dominancia relativa} = \frac{\text{Dominancia de la especie}}{\text{Dominancia todas las especies}} \times 100$$

Nothofagus glauca	(150,66 / 223,76) x 100 = 67,33%
Nothofagus obliqua	(38,25 / 223,76) x 100 = 17,15%
Aextoxicon punctatum	(14,01 / 223,76) x 100 = 6,26%
Drimys winteri	(20,84 / 223,76) x 100 = 9,31%

3. $$\text{Frecuencia relativa} = \frac{\text{Frecuencia de una especie}}{\Sigma\ \text{frecuencia todas las especies}} \times 100$$

Nothofagus glauca	(80 / 260) x 100 = 30,8%
Nothofagus obliqua	(60 / 260) x 100 = 23,2%
Aextoxicon punctatum	(20 / 260) x 100 = 7,7%
Drimys winteri	(100 / 260) x 100 = 38,4%

4. Valor de importancia = Σ (densidad relativa + Dominancia relativa + Frecuencia relativa)

Nothofagus glauca	30 + 67,33 + 30,8 = 128,13(1)
Nothofagus obliqua	20 + 17,15 + 23,1 = 60,25(3)
Aextoxicon punctatum	5 + 6,26 + 7,7 = 18,96(4)
Drimys winteri	45 + 9,31 + 38,4 = 92,71(2)

El máximo que puede alcanzar el valor de importancia de una especie es 300, lo que se obtiene en rodales totalmente puros. Cuando hay dos o más especies en dos rodales que se comparan, cualquier diferencia en uno de los valores relativos entre dos especies, aunque una de ellas tenga los mismos valores de densidad, dominancia y frecuencia relativas en ambos rodales, va a significar valores de importancia diferentes. El valor de importancia tiene sólo valor de comparación, pues no entrega ninguna información adicional (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

Empleando el valor de importancia de las especies en 19 rodales a lo largo de un gradiente altitudinal de la vegetación arbórea desde 1.700 hasta los 550 m de altitud, cerca del Llano Central, aproximadamente, se efectuó un análisis de la distribución de las especies arbóreas y arbustivas a lo largo de ese gradiente en la Cordillera de los Andes a los 38°30' lat. sur, del que se eliminaron los bosques en condiciones de mal drenaje de agua y de aire. Los resultados para las especies arbóreas se representan en la Figura 3.5 (Landrum y Nimlos, 1975).

El ordenamiento de las especies en curvas según sus valores de importancia, como índice de la vegetación, muestra cómo las especies siguen, cada una, su propio patrón de distribución en función de sus requerimientos en cuanto a los factores del medio ambiente, de sus

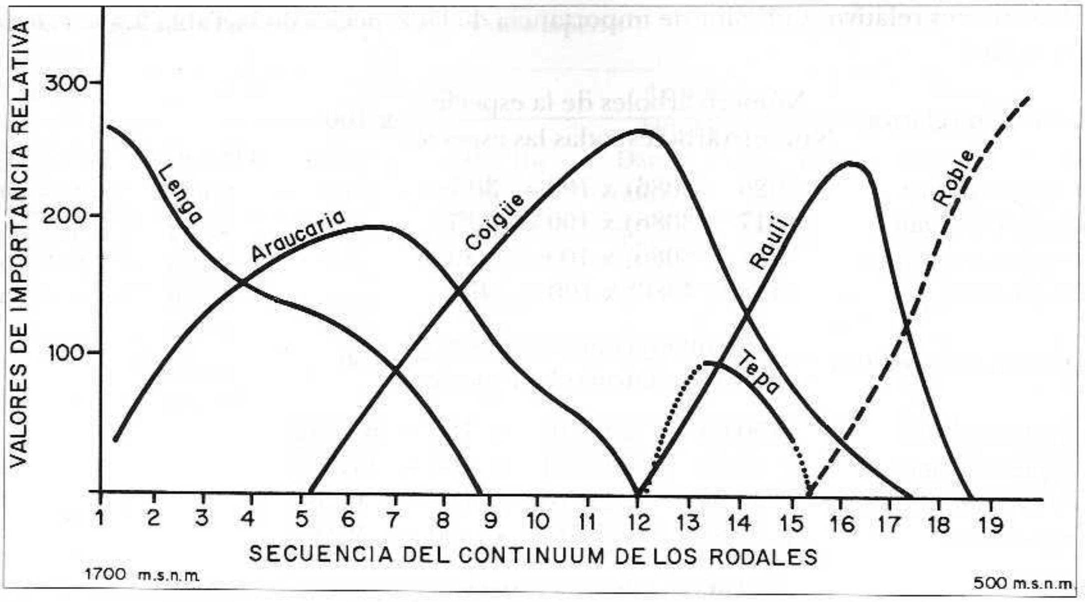


Figura 3.5. – *Distribución de las especies arbóreas a través de un gradiente altitudinal desde los 1.700 hasta los 550 m de altitud en la Cordillera de los Andes de Cautín (Landrum y Nimlos, 1975).*

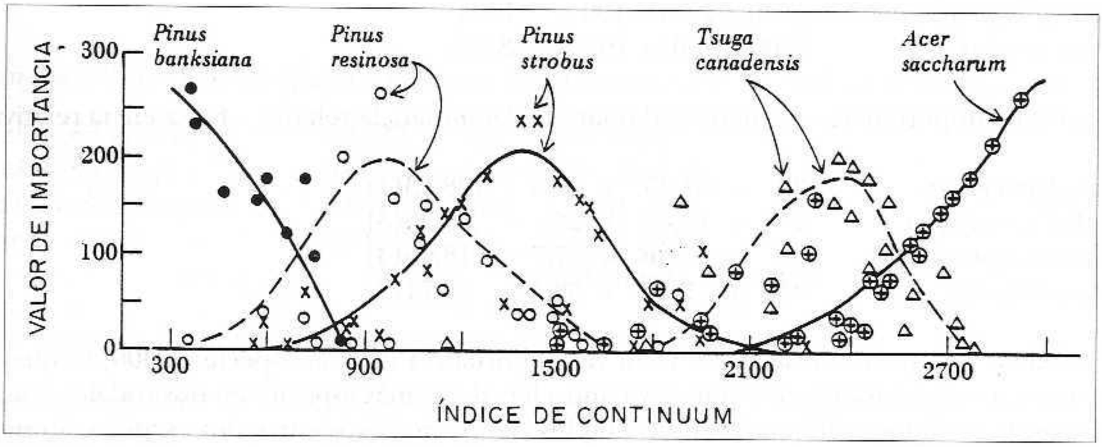


Figura 3.6. – *Análisis de gradiente de un continuum en bosques de tierras altas del norte de Wisconsin (De Brown y Curtis, 1952).*

características en cuanto a su capacidad de relacionarse con las demás especies y en comunidades de distintas características. De esta ordenación resulta un traslapo de las distribuciones de las poblaciones que es responsable de la complejidad y continuidad de los tipos de vegetación. Las especies que se encuentran en el gradiente se combinan libremente y en forma muy variada en comunidades que van integrándose para constituir un continuum a veces interrumpido por alguna comunidad de tipo discreta. Así por ejemplo, en las áreas más altas *Nothofagus dombeyi*, con un escaso Valor de Importancia, se asocia con *Nothofagus pumilio* que tiene un valor más alto y *Araucaria araucana* que es la especie más importante. A medida que se desciende, *Nothofagus pumilio* y *Araucaria araucana* van disminuyendo sus valores hasta que éstos son superados por los de *Nothofagus dombeyi* y llega a un punto alrededor de los 1.000 m de altitud en que el valor de importancia de *Nothofagus dombeyi* alcanza su máximo (288) constituyéndose en un rodal casi puro, que podría identificarse con una comunidad discreta. Luego va disminuyendo su valor de importancia en la medida que van aumentando los valores de *Nothofagus alpina, Laurelia philippiana* y *Nothofagus obliqua.*

Para casos en que es posible ordenar las especies y comunidades a lo largo de un gradiente medioambiental claro, como el que se obtiene en una transección altitudinal (Figura 3.6), el grupo de Wisconsin desarrolló una técnica mediante la cual creó un Índice de Continuum para cada rodal. Éste se obtiene mediante la sumatoria de los productos del valor de importancia por un número de adaptación al clímax obtenido arbitrariamente (Brown y Curtis, 1952; Kershaw, 1973; Krebs, 1972).

El índice de continuum representa a un gradiente medioambiental complejo, del mismo modo como lo hace un gradiente altitudinal en una montaña. Parte del resultado obtenido por Brown y Curtis (1952) se muestra en la Figura 3.6.

3. Conclusiones respecto de la variación espacial de las comunidades forestales

Reconociendo la posibilidad que puedan existir comunidades discretas y continuas, Whittaker (1975) señala que las especies se pueden distribuir en relación con las comunidades y unas respecto de otras, de cuatro maneras que permiten escoger entre los conceptos de la comunidad tipo y el individualístico:

a) Las especies, incluidas las dominantes, se excluyen entre sí por efectos de competencia, creando límites más o menos abruptos entre sus distribuciones. Otras especies se asocian a las dominantes adaptándose a vivir en sus rangos de distribución, contribuyendo así a crear límites claros entre grupos de poblaciones distintas que representan comunidades discretas (Figura 3.7 a). Según la interpretación de Scott (1974), esta situación correspondería a un conjunto de comunidades discretas con claras discontinuidades (Figura 3.8 d).

b) Las especies se excluyen entre sí por efectos de competencia constituyendo límites claros entre sus distribuciones, pero sin que haya coincidencia o adaptaciones que permitan que

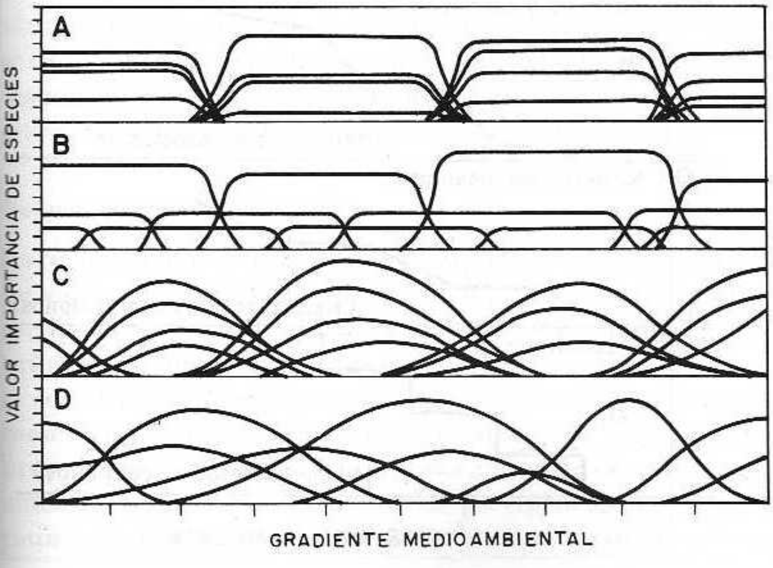


Figura 3.7. – *Formas de distribución de las especies en relación con las comunidades y unas respecto de otras (Whittaker, 1975).*

se organicen en grupos con distribuciones iguales o paralelas como en el caso anterior (Figura 3.7 b). Esto podría interpretarse como la organización de comunidades discretas caracterizadas quizás por dominantes o especies más importantes claramente separadas entre sí, pero con importantes ecotonos donde se ubican otras especies que tienen distribuciones diferentes pero también separadas entre sí (Figura 3.8 c).

c) La competencia no es tan fuerte y no produce límites abruptos entre las poblaciones de especies, pero la adaptación de unas a otras ha resultado en el tiempo en una apariencia de grupos de especies con distribuciones similares que constituyen comunidades distintas, pero que se traslapan unas a otras en forma continua (Figura 3.7 c). Esto es similar a la interpretación de Scott (1974), de una distribución a lo largo de un gradiente en que se observa tendencia a asociación (Figura 3.8 b).

d) Finalmente, las especies no presentan límites claros entre sus distribuciones, ni tienden a formar grupos por adaptaciones mutuas, de tal modo que los límites, así como los centros de la distribución de las distintas especies se encuentran dispersos y no forman comunidades (Figura 3.7 d) constituyendo en cambio un continuum a lo largo de un gradiente medioambiental como el que se muestra en la Figura 3.8 a.

El análisis previo indica que no es necesaria una controversia sin fin en este tema, porque ambos enfoques no son incompatibles puesto que los factores del medioambiente cambian gradualmente, y las especies tienen amplios rangos de tolerancia a esos factores y tienden a variar genecológicamente en forma clinal a lo largo de esos gradientes. Por otra parte, es indudable que existen cambios abruptos en el medioambiente derivados de causas naturales o antrópicas que permiten la existencia de comunidades discretas, que son observables en cualquier área vegetacional.

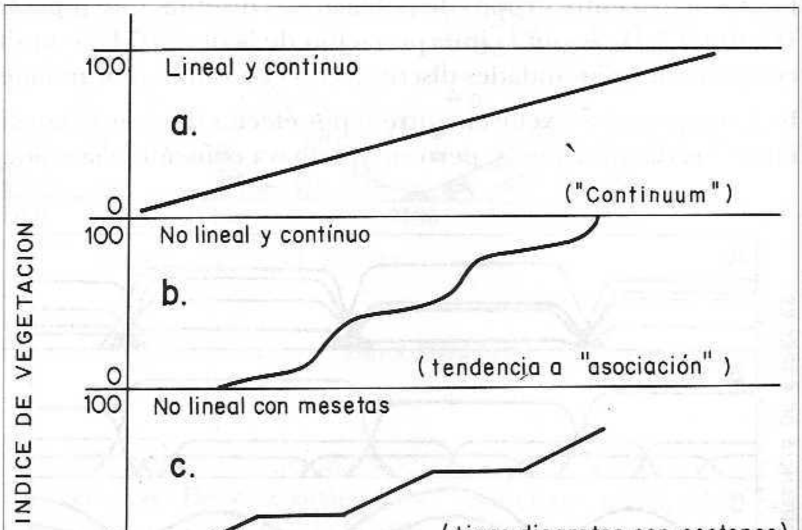


Figura 3.8. – *Distribución de comunidades a lo largo de un gradiente (Scott, 1974).*

Por otro lado, de acuerdo con Lambert y Dale (1964), no existe razón de por qué las técnicas de clasificación y ordenación deberían ser excluyentes. De acuerdo con él, las comunidades clasificadas pueden ser ordenadas, así como aquellas ordenadas pueden ser clasificadas, lo que depende del objetivo y de la etapa de la investigación. Esto es muy válido para el silvicultor, para quien los dos puntos de vista no son incompatibles. Las operaciones forestales se realizan más eficientemente clasificando la vegetación de acuerdo con algún criterio. Ello no significa que el forestal no deba reconocer la existencia, si la hay, de gradientes y de continuums de la vegetación a lo largo de ellos. Sobre la base de un reconocimiento estará mejor capacitado para establecer comunidades similares en el continuum con objetivos de inventario para determinados propósitos y, principalmente, de rodalización para tratamientos silviculturales diferentes.

4. Variación espacial de los bosques templados de Sudamérica (Chile y Argentina)

Las características de aislamiento del territorio de Chile en el continente sudamericano lo transforman en una verdadera isla que, desde el punto de vista del clima, la geología y la geomorfología, la fauna, la flora y la vegetación, es única en el continente. Lo anterior es particularmente claro en lo que se refiere a la vegetación forestal, a la cual habría que agregar los bosques subantárticos que se extienden hacia la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes, introduciéndose en el territorio argentino. Ella está claramente delimitada por uno de los desiertos más áridos del mundo en el norte; por el Océano Pacífico en el oeste; por la unión de los Océanos Pacífico y Atlántico en el mar Antártico en el sur; por la elevada Cordillera de los Andes en el área septentrional de los bosques hacia el este; y por la estepa patagónica, verdadero desierto frío, en el área meridional, hacia el este, donde la Cordillera de los Andes es baja y permite el paso de la vegetación forestal desde el oeste. Esta condición insular de los bosques chileno-argentinos del sur de América del Sur, refleja cambios abruptos en los límites de las formaciones vegetales en las cuales se encuentran, a lo más, ecotonos o zonas de transición. Por otro lado, dentro de las formaciones vegetales es común encontrar continuum que reflejan la gradualidad con que cambian los factores del medioambiente, especialmente en los gradientes altitudinales y latitudinales.

Una breve discusión sobre los tipos forestales de Chile (Donoso, 1981 b) en cuanto a la variación espacial existente en ellos pondrá en evidencia que aun cuando frecuentemente se ordenan en comunidades continuas a lo largo de gradientes medioambientales, es posible distinguir dentro de esa continuidad, comunidades con diferentes niveles de diferenciación entre ellas, que permiten una razonable clasificación.

Bosques mediterráneos de Chile

La región en que se ubican estos bosques se extiende entre el Océano Pacífico y la Cordillera de los Andes, entre los paralelos 30°30' y 37°30' latitud sur aproximadamente. El gradiente medioambiental latitudinal es evidente en cuanto se refiere a precipitaciones anuales principalmente. Ellas son muy bajas en el norte y aumentan gradualmente hacia el sur. Pero la condición de mediterraneidad la da el período seco de verano que se prolonga a 8 ó 9 meses en el norte y disminuye gradualmente hasta 6 meses en el sur de la región. La presencia de la Cordillera de la Costa a lo largo de toda la región produce efectos de biombo climático que determina montos de precipitación menores, y mayores contrastes de temperatura en el Llano Central, lo que se traduce en diferencias medioambientales importantes, especialmente con las vertientes occidentales de ambas cordilleras. En estas laderas occidentales se produce un gradiente altitudinal que determina variaciones más o menos graduales de la vegetación, interrumpidas por efectos de exposición, que son muy marcados en estas latitudes, por efectos edáficos y por condiciones especiales de humedad derivadas de quebradas y hondonadas típicas de la Cordillera de los Andes.

A lo largo del Llano Central se encuentran restos de lo que fue el tipo forestal esclerófilo, caracterizado en este valle por los espinales o estepa de *Acacia caven* de Fuenzalida y Pisano (1965). Hoy día el valle está cubierto por cultivos agrícolas y el espinal se observa sólo en las laderas de los cerros correspondientes a la Cordillera de la Costa o a cadenas transversales de ambas cordilleras y en áreas aisladas donde hay algún grado de pastoreo de ganado doméstico. Es posible aun percatarse de una gradualidad en las características de la vegetación del espinal. Hacia el norte se hace cada vez menos denso y se asocia con *Prosopis chilensis*, con arbustos espinosos y con Cactáceas y otras especies de características xerofíticas, que constituyen especies de un ecotono hacia el desierto de más al norte; hacia el sur se va mezclando cada vez más con *Quillaja saponaria, Lithraea caustica* y *Maytenus boaria,* más al sur aun, con *Peumus boldus,* hasta que termina por desaparecer finalmente confundiéndose en un ecotono con los restos de los bosques de *Nothofagus obliqua, Laurelia sempervirens* y *Persea lingue* que empiezan a aparecer (Donoso, 1982). Esta variación hacia el sur se produce también con algunos cambios de especies en las laderas contiguas al Llano Central de ambas cordilleras, constituyendo diferentes continuos vegetacionales característicos. Dentro de ellos es posible distinguir claras comunidades discretas como son las palmares de *Jubaea chilensis* (Figura 3.9) por *Quillaja saponaria* y *Lithraea caustica* en las condiciones más áridas y por *Cryptocarya alba* y a veces *Peumus boldus* en las más húmedas (Figura 3.10).

En la mitad sur de esta región el tipo forestal esclerófilo forma una zona ecotonal con los bosques caducifolios de *Nothofagus* hacia los sectores altos y laderas occidentales de la Cordillera de la Costa y en la precordillera andina. En la Cordillera de la Costa, en una condición de suelos metamórficos, se desarrollaba un bosque de *Nothofagus glauca,* conocido como bosque maulino, que tiene un límite muy preciso en el río Itata por el sur y en el río Mataquito por el norte, constituyendo una comunidad discreta, hoy día dramáticamente enmascarada por plantaciones de *Pinus radiata* (Figura 3.11).

En la Cordillera de los Andes también se distingue por encima de la faja ecotonal entre los bosques y matorrales esclerófilos una comunidad discreta de *Nothofagus glauca* que limita hacia el sur con el río Ñuble, hacia las tierras más altas, a los 1.100 m de altitud, con bosques de *Nothofagus obliqua* (Figura 3.12) y hacia el norte se diluye mezclándose con otras especies de *Nothofagus* y esclerófilas. Del mismo modo, sobre los 1.100 m es común la presencia de comunidades discretas de bosques puros de *Nothofagus obliqua,* asociados con especies adaptadas a mayor humedad y temperaturas más moderadas o menos fluctuantes (Figura 3.12). Estos bosques de *Nothofagus obliqua* varían hacia los límites altitudinales, donde gradualmente van disminuyendo de tamaño hasta transformarse en matorrales achaparrados. En los límites altitudinales y en sectores de sitios pedregosos o muy áridos se desarrollan bosquetes de *Austrocedrus chilensis* que constituyen también pequeñas comunidades discretas (Figura 3.13).

El efecto de exposición es muy importante en esta región, y se puede encontrar un gradiente topográfico de humedad norte - oeste - este y sur, en que las exposiciones norte son las más secas y las exposiciones sur poseen mayor disponibilidad de agua, biomasa y altura de especies siempreverdes, en que destacan, en términos de cobertura, las especies arbóreas *Cryptocarya alba, Beilschmiedia miersii, Peumus boldus* y *Schinus latifolius.* En la exposición norte, en cambio, aumentan en número y dominan en cobertura especies caducifolias

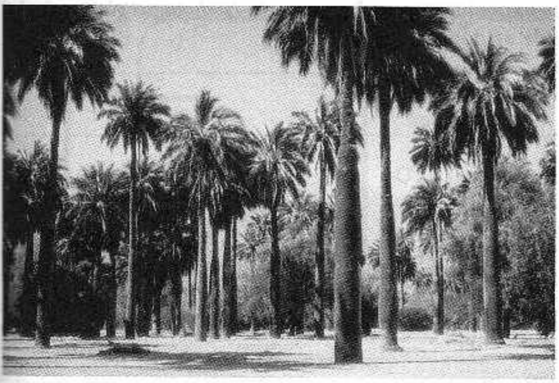


Figura 3.9. – *Comunidades discretas constituidas por* Jubaea chilensis *en Ocoa (Fotografía tomada por A. Cabello, 1990).*

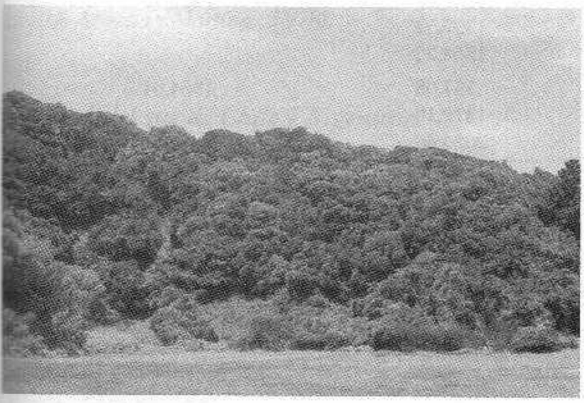


Figura 3.10. – *Bosque esclerófilo dominado por* Peumus boldus, *constituyendo comunidades discretas en la región (Fotografía tomada por el autor en 1992).*

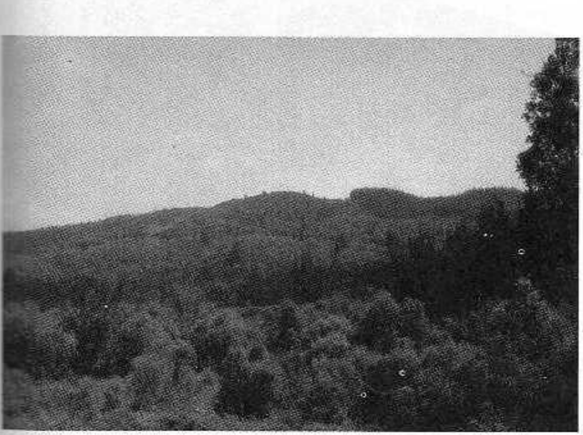


Figura 3.11. – *Renovales de* N. glauca *en medio de las plantaciones de* Pinus radiata, *que hoy día dominan el área antes cubierta por la comunidad discreta llamado "bosque maulino", constituido por* Nothofagus glauca *en la región costera del Maule (Foto C. Donoso, 1970).*

arbustivas de tipo xeromórfico, como *Trevoa trinervis*, *Casia closiana* y *Podanthus mitique* (Armesto y Martínez, 1978). El gradiente entre las cuatro exposiciones se manifiesta al comparar los porcentajes de similaridad entre las exposiciones oeste, este y sur (Figura 3.14).

Un gradiente similar se observa en las distintas exposiciones dentro de los bosques de *Nothofagus glauca* en la Cordillera de los Andes, donde utilizando el valor de importancia de las especies componentes, multiplicado por un número arbitrario de adaptación a la sequedad de ellas, se obtuvieron los índices de sequedad de los rodales mostrados en la Tabla 3.7 (Donoso, 1978).

262599

Tabla 3.7. – Índices de sequedad de rodales de distintas exposiciones en bosques de *Nothofagus glauca* de la Cordillera de los Andes, que muestran un gradiente de aridez a sequedad.

Exposición	Rodal	Índice de Sequedad	Promedio
Norte	1	2377,71	2370,73
	2	2394,97	
	3	2339,52	
Oeste	1	1890,51	2017,32
	2	1992,26	
	3	2169,20	
Este	1	2068,50	2035,95
	2	1957,78	
	3	2081,57	
Altura	1	1211,28	1487,67
	2	1397,52	
	3	1854,22	
Sur	1	757,08	1364,64
	2	1312,19	
	3	2024,64	

Fuente: Donoso, 1978.

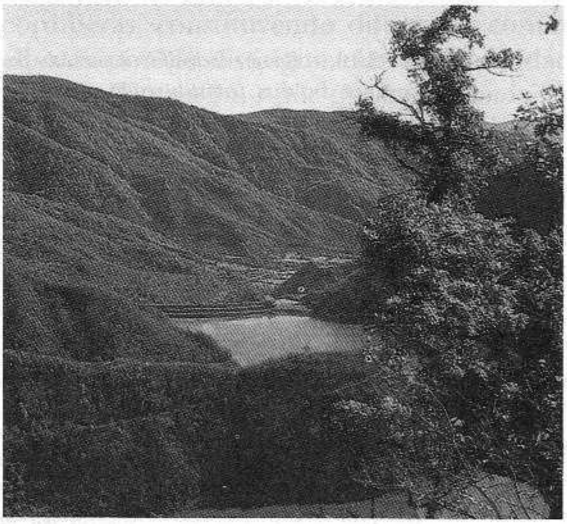


Figura 3.12. – *Bosque de* N. glauca *bajo los 1.000 m de altitud y de* N. obliqua *sobre los 1.000 m separados por un estrecho ecotono en la Cordillera andina de Parral (Fotografía tomada por C. Donoso en 1971).*

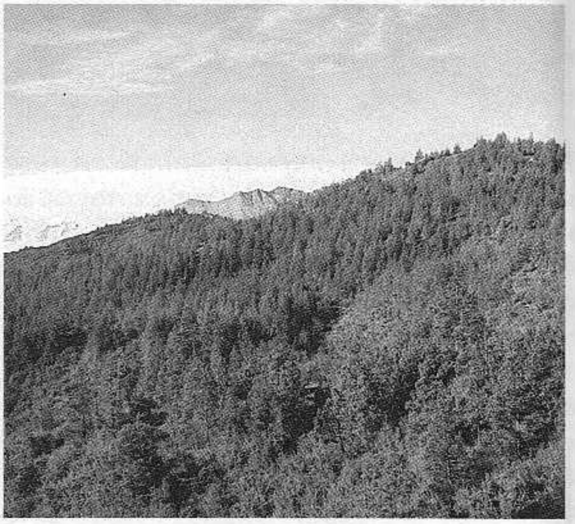


Figura 3.13. – *Bosquete de* Austrocedrus chilensis *que constituye una comunidad discreta en límites altitudinales de la Cordillera andina de Colchagua (Fotografía tomada por el autor en 1971).*

En estos rodales se aprecia mayor contraste entre la exposición sur, junto con los rodales de altura y las exposiciones norte, este y oeste, pero la ocurrencia de un gradiente o continuo vegetacional es también evidente (Puente, Guerra y Merino, 1978).

En definitiva, la vegetación de la región mediterránea es un indicador de la coexistencia de comunidades discretas con continuos vegetacionales, en que dentro de grandes formaciones vegetales discretas se encuentran diversos continuum y en medio de gradientes vegetacionales donde un continuum es evidente, se presentan comunidades discretas derivadas de diferenciales medioambientales locales.

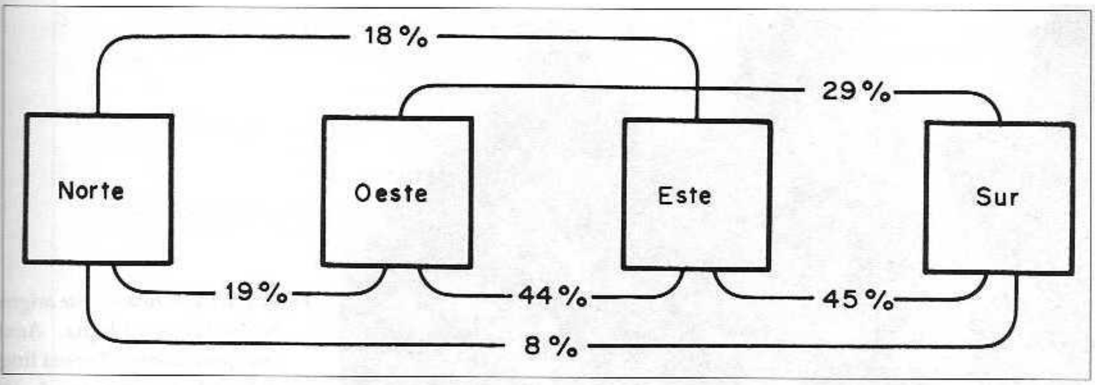


Figura 3.14. – *Porcentaje de similaridad en composición florística entre la vegetación de cuatro exposiciones en Chile Central (De Armesto y Martínez, 1978).*

Bosques del sur de Chile y Argentina

Estos bosques se ubican al sur de la llamada región mediterránea y se extienden por todo el territorio de Chile hasta el extremo sur del continente, con extensiones hacia el este en el territorio argentino. Desde el punto de vista climático es evidente un gradiente latitudinal que parte en el norte con precipitaciones pluviales moderadas y una influencia mediterránea que va haciéndose más débil hacia el sur en la misma medida que las precipitaciones se hacen más abundantes y las oscilaciones térmicas menores, aun cuando bajan los promedios de temperaturas. El gradiente se manifiesta con claridad en el Llano Central y siguiendo por las islas y el litoral hasta las cercanías del Estrecho de Magallanes. Cada vez que cruza la Cordillera de los Andes, como ocurre donde se encuentran los bosques argentinos subantárticos y en las regiones de Coyhaique, Última Esperanza y Tierra del Fuego, se revierte el gradiente latitudinal en precipitaciones en el sentido que éstas empiezan a disminuir hacia el este, produciéndose el efecto climático de sombra de lluvia que aquí se clasifica como de degeneración estepárica (Fuenzalida, 1965); al mismo tiempo aumentan las precipitaciones en forma de nieve y bajan significativamente las temperaturas.

La presencia de la Cordillera de la Costa, al igual que en la Región Mediterránea, produce un efecto de sombra de lluvia que determina menores precipitaciones en el Llano Central, que se manifiestan hasta la Isla de Chiloé, donde se encuentra la Cordillera de San Pedro. Por el efecto de biombo climático las precipitaciones son muy altas en las vertientes occidentales de ambas cordilleras, en las cuales se producen notorios gradientes altitudinales de humedad que tienen una interrupción a nivel de los 1.000 m de altitud en promedio, a partir desde donde la precipitación nival se hace preponderante. Los gradientes climáticos suelen ser interrumpidos por los efectos topográficos que producen valles de montaña con notorios bolsones de frío y por distintos tipos de suelos derivados de cambios en el material de origen o en la forma de transporte de ese material.

En estas condiciones medioambientales es fácil imaginar variaciones graduales de la vegetación a lo largo de los gradientes latitudinales y altitudinales señalados. En el Llano Central a partir de la zona transicional con el tipo esclerófilo a la latitud 38° sur, hasta los 41° sur aproximadamente, se desarrollaba en el pasado un bosque constituido principalmente por *Nothofagus obliqua, Laurelia sempervirens, Persea lingue* y *Aextoxicon punctatum* (Veblen y Schlegel, 1982), del cual quedan hoy escasos vestigios, pues toda la vegetación ha sido transformada en cultivos agrícolas y terrenos ganaderos (Figura 3.15).

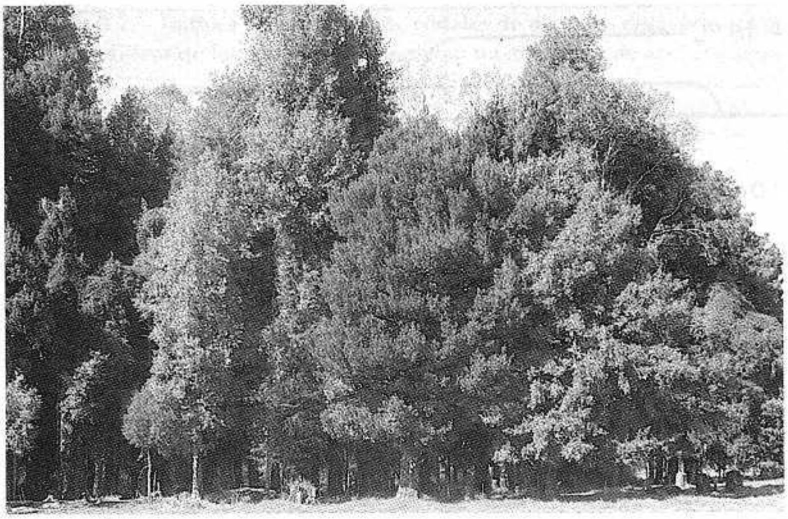


Figura 3.15. – *Remanente original de* Nothofagus obliqua, Aextoxicon punctatum, Persea lingue *y otras especies rodeados de campos ganaderos en la región de Valdivia-San José de la Mariquina en el llano central de Chile (Fotografía tomada por el autor en 1981).*

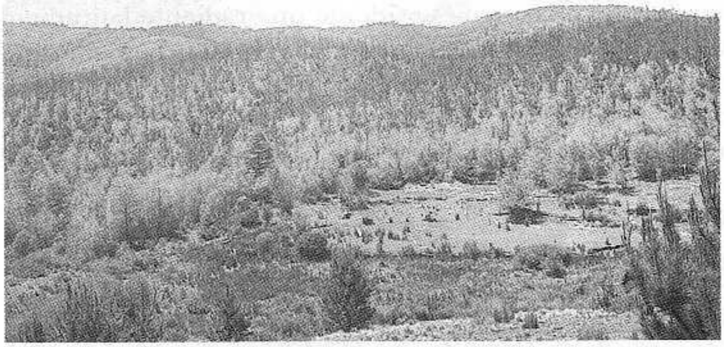


Figura 3.16. – *Renoval de* Nothofagus alpina *surgiendo entre* Pinus radiata *plantados en la Cordillera de Nahuelbuta, mostrando la transformación del paisaje natural en esta región (Fotografía tomada por el autor en 1984).*

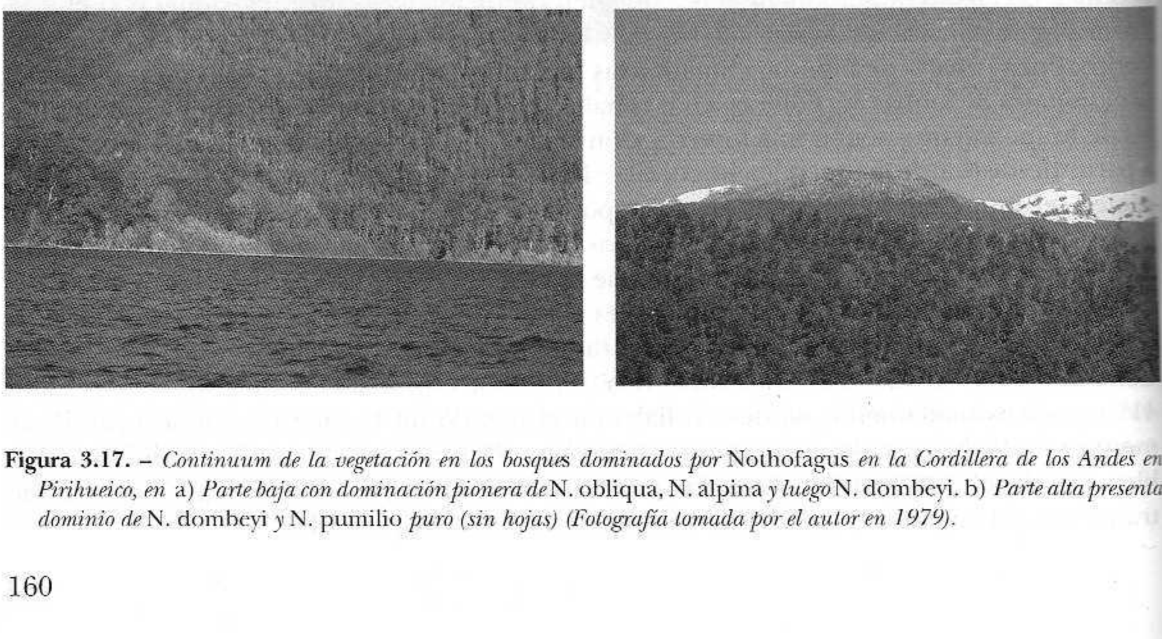


Figura 3.17. – *Continuum de la vegetación en los bosques dominados por* Nothofagus *en la Cordillera de los Andes en Pirihueico, en* a) *Parte baja con dominación pionera de* N. obliqua, N. alpina *y luego* N. dombeyi. b) *Parte alta presenta dominio de* N. dombeyi *y* N. pumilio *puro (sin hojas) (Fotografía tomada por el autor en 1979).*

Tabla 3.8. – Número de árboles y área basal por hectárea de las distintas combinaciones altitud-exposición en las áreas de Malleco, Cautín y Valdivia del tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa. (Donoso *et al.*, 1985).

Especies	Norte	bajo	Norte	alto	Sur	bajo	Sur	alto	Este	bajo	Este	alto	Oeste	bajo	Oeste	alto
	N/ha	AB/Ha	N/ha	AB/Ha	N/Ha	AB/Ha	N/Ha	AB/Ha	N/Ha	AB/Ha	N/Ha	AB/Ha	N/Ha	AB/Ha	N/Ha	AB/Ha
								MALLECO								
Nothofagus dombeyi	80	60,70	93	54,75	20	11,48	60	20,75	87	24,22	133	39,72	73	30,43	93	42,04
N. alpina	73	23,78	180	27,55	60	54,72	160	27,13	113	27,70	187	25,78	107	34,83	147	26,63
Laurelia philippiana	7	1,17	13	1,55	267	22,47	240	10,70	87	2,08	93	4,16	7	0,31	93	4,47
Aextoxicon punctatum	833	35,23	773	18,25	687	10,50	87	2,57	740	22,81	373	4,94	593	14,58	580	7,74
Persea lingue	13	0,93	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Weinmannia trichosperma	7	0,99	40	3,06	40	7,94	127	8,50	113	9,59	87	5,37	87	15,50	73	5,99
Dasyphylum diacanthoides	40	1,58	147	8,06	13	0,06	260	7,44	27	1,04	7	0,39	—	—	173	4,65
Gevuina avellana	140	3,72	227	4,80	60	0,40	360	7,72	260	3,98	573	8,04	240	2,25	280	4,71
Lomatia dentata	73	0,71	33	0,25	107	1,51	140	1,75	87	0,67	87	0,92	87	1,34	40	0,33
Total	1.566	128,81	1.566	118,25	1.253	109,67	1.433	86,50	1.513	91,10	1.540	89,37	1.193	99,23	1.480	96,57
								CAUTÍN								
Nothofagus dombeyi	39	45,58	60	74,30	28	39,70	41	57,88	34	31,55	35	52,98	48	34,55	40	57,81
N. alpina	41	31,30	55	39,54	34	24,55	28	20,70	28	15,14	27	16,22	41	25,59	34	15,42
Laurelia philippiana	295	31,61	154	17,28	262	38,59	194	32,75	213	6,50	241	22,09	14	14,00	181	36,96
Aextoxicon punctatum	252	15,31	—	—	287	16,27	—	—	406	26,74	—	—	500	32,55	—	—
Weinmannia trichosperma	35	14,11	26	1,46	14	11,99	14	6,56	47	15,93	20	2,37	20	8,76	—	—
Dasyphylum diacanthoides	21	2,94	14	0,87	—	—	74	20,61	14	2,27	27	8,88	—	—	40	2,68
Eucryphia cordifolia	14	0,56	—	—	20	7,46	—	—	81	19,32	—	—	14	1,04	—	—
Saxegothaea conspicua	—	—	213	26,49	—	—	68	5,07	—	—	207	27,58	—	—	147	21,82
Gevuina avellana	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Lomatia dentata	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—
Total	737	141,38	522	159,94	812	141,29	412	143,58	864	122,35	557	130,13	904	130,36	442	134,69
								VALDIVIA								
Nothofagus dombeyi	67	57,22	87	63,98	49	34,19	67	62,80	74	75,62	41	48,53	54	35,83	48	55,87
N. alpina	73	45,51	95	71,21	41	23,68	81	51,09	48	42,29	48	40,22	41	38,39	67	51,10
Laurelia philippiana	547	15,20	386	21,78	167	11,91	174	9,77	480	8,79	301	26,96	280	7,02	166	10,33
Weinmannia trichosperma	27	0,84	—	—	40	12,67	—	—	267	6,84	—	—	34	15,40	—	—
Eucryphia cordifolia	14	0,69	—	—	87	2,47	—	—	47	1,21	—	—	7	0,33	—	—
Dasyphylum diacanthoides	27	0,18	67	1,69	34	2,70	81	6,12	53	1,38	28	9,54	7	1,41	94	10,83
Saregothaea conspicua	—	—	—	—	147	6,61	175	9,35	—	—	106	10,88	—	—	200	17,10
Aexhoxican punctatum	—	—	—	—	67	3,55	—	—	47	0,30	—	—	601	25,89	—	—
Gevuina avellana	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	—	113	5,04	—	—
Total	822	117,10	635	158,66	679	98,18	578	139,13	1129	137,17	524	136,13	1191	129,82	575	145,24

En las laderas de ambas cordilleras en el sector septentrional de la región ha habido una fuerte transformación del paisaje natural en plantaciones de *Pinus radiata* (Figura 3.16) que oscurece la visión de la variación que tenía la vegetación forestal original y que, seguramente, ha contribuido a la pérdida de gran variabilidad genética. Sin embargo, es posible verificar la existencia de un tipo forestal que se conoce como Coigüe-Raulí-Tepa debido a la presencia permanente y dominancia de estas tres especies que ocupan las laderas, principalmente occidentales de la Cordillera de los Andes hasta alrededor de los 1.000 m de altitud (Figura 3.17). Este bosque mixto siempreverde-caducifolio, a pesar de cierta uniformidad aparente que permite su clasificación, presenta un gradiente vegetacional tanto en el sentido latitudinal como en el altitudinal (Tabla 3.8). En la Tabla se aprecia que hay un cambio en composición de especies asociadas de norte a sur desde las áreas bajas a las altas; el número de individuos por hectárea tiende a disminuir hacia el sur, tanto en las comunidades como en las poblaciones de cada especie; los diámetros máximos y las áreas basales, junto con las alturas de los árboles, aumentan hacia el sur (Donoso *et al.*, 1986). También es clara la variación en términos de composición de sotobosque.

En el sentido altitudinal este gradiente se manifiesta claramente como un continuum, que fuera señalado para Cautín por Landrum y Nimlos (1975) (Figura 3.5), en el que aparecen las poblaciones de *Nothofagus obliqua* hacia las áreas bajas, junto a otras especies como *Laurelia sempervirens* y *Persea lingue*; y las de Araucaria y Lenga en algunas áreas (Figura 3.5); o sólo Lenga en otras (Tabla 3.3). Situaciones parecidas se presentan en la Cordillera de Nahuelbuta, en la costa, donde es posible la ocurrencia de más comunidades discretas que en los Andes debido a fuertes contrastes edáficos causados por la presencia de suelos desarrollados en rocas metamórficas y otros en roca granítica (Donoso *et al.*, 1984) y por el contraste entre las exposiciones oeste y este.

La acción antrópica y fenómenos naturales han desarrollado comunidades discretas constituidas generalmente por bosques puros de Roble, Raulí o Coigüe (Figura 3.18), o mezclas entre ellos, que corresponden a bosques de segundo crecimiento conocidos como "renovales"; o a remanentes originales aislados de los tipos forestales que existían en el pasado.

En la región centro-sur los bosques mixtos de *Nothofagus obliqua, Nothofagus alpina, Nothofagus dombeyi* con especies tolerantes, especialmente *Laurelia philippiana* y *Saxegothaea*

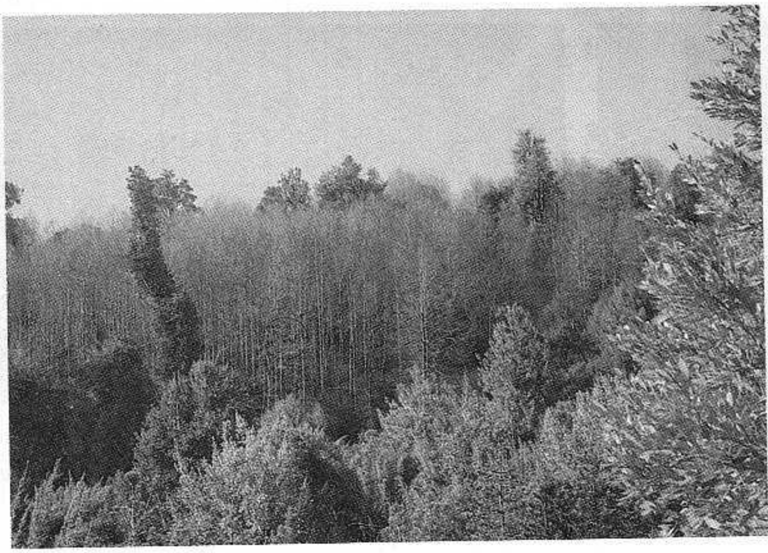


Figura 3.18. – *Comunidad discreta constituida por un renoval de* Nothofagus alpina *en San Pablo de Tregua en la Cordillera andina de Panguipulli (Fotografía tomada por el autor en 1984).*

conspicua atraviesan la Cordillera de los Andes que es mucho más baja en esta área y constituyen bosques puros de las tres especies de *Nothofagus* determinados por temperaturas extremas más bajas y de menor humedad, lo que permite que no sean capaces de crecer allí las especies tolerantes, que sólo aparecen en quebradas. En este sector las poblaciones de *Nothofagus* indicadas, a las que hay que agregar *Nothofagus pumilio* y *Austrocedrus chilensis* constituyen un mosaico de bosques puros discretos (Figura 3.19).

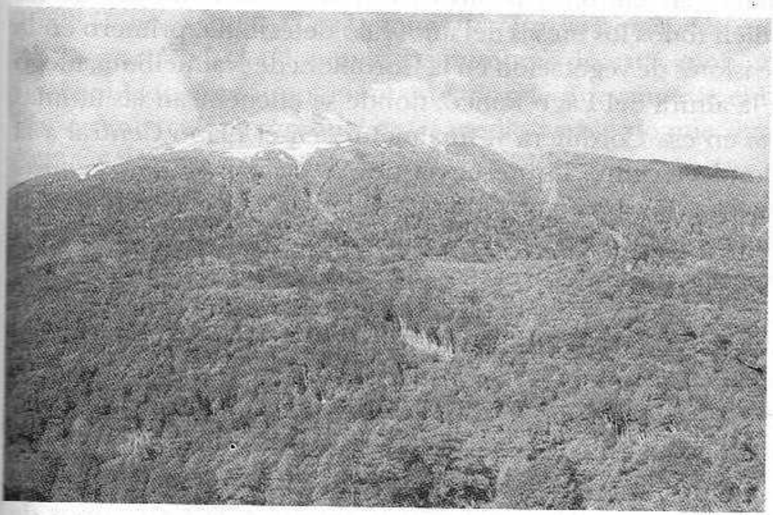


Figura 3.19. – *Mosaico de bosques puros de* N. dombeyi, N. alpina *y* N. pumilio *en el Parque Nacional Lanin, en Argentina (Fotografía tomada por el autor en 1991).*

En la parte más alta de la Cordillera se aprecian comunidades con apariencia de comunidades discretas de *Araucaria araucana* y *Nothofagus pumilio* en forma mezclada o pura las que, sin embargo, forman parte de un continuum vegetacional que se aprecia claramente al descender (Landrum y Nimlos, 1975). La rigurosidad del medioambiente en las altitudes mayores determina comunidades discretas muy definidas de *Nothofagus pumilio* y de *Araucaria araucana* que forman a veces verdaderas islas de vegetación (Figura 3.20).

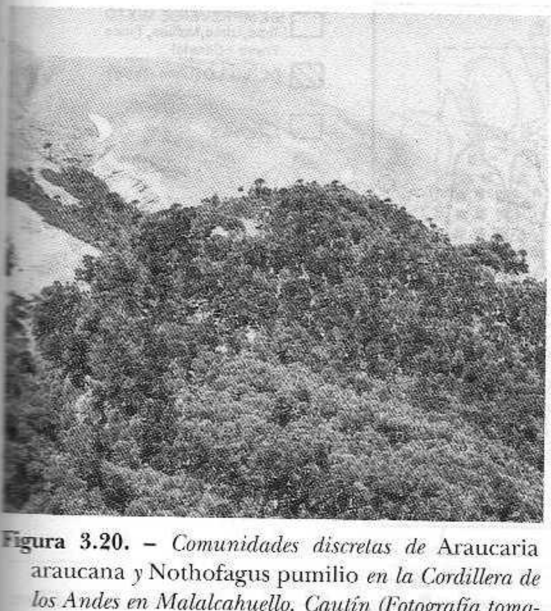


Figura 3.20. – *Comunidades discretas de* Araucaria araucana *y* Nothofagus pumilio *en la Cordillera de los Andes en Malalcahuello, Cautín (Fotografía tomada por F. Schlegel en 1972).*

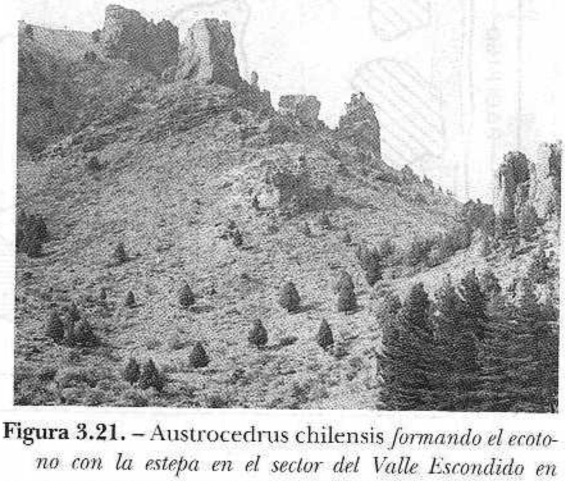


Figura 3.21. – Austrocedrus chilensis *formando el ecotono con la estepa en el sector del Valle Escondido en Argentina, lo que constituye el final del continuum vegetacional desde los bosques húmedos de los Andes (Fotografía tomada por el autor en 1991).*

Atravesando hacia Argentina se mantienen los bosques de Araucaria, pero a medida que se avanza hacia el este se manifiesta la influencia de la sombra de lluvia y del clima estepárico, produciéndose un cambio continuo o gradual de la vegetación desde el bosque de Araucaria hacia la estepa. En la misma latitud, y más hacia el sur, los bosques más húmedos de *Nothofagus* se topan hacia el este con los de *Austrocedrus chilensis*, los que a su vez forman un ecotono con la estepa en el marco general de un claro continuum oeste-este (Figura 3.21).

A medida que se avanza hacia las latitudes polares es evidente el aumento de las precipitaciones y de la humedad en todos los meses del año. Ello determina, primero en la Cordillera de la Costa a partir de islotes de vegetación en la Cordillera de Nahuelbuta, luego en la Cordillera de los Andes a la altura del Lago Ranco, donde se encuentran las últimas poblaciones de *Nothofagus alpina* en esa Cordillera y, finalmente, en el Llano Central a la altura del Lago Llanquihue, donde termina la presencia de *Nothofagus obliqua, Laurelia sempervirens* y *Persea lingue*, la aparición masiva de una gran cantidad de especies siempreverdes, entre las que destacan *Laurelia philippiana, Eucryphia cordifolia, Aextoxicon punctatum, Weinmannia trichosperma*, las especies de Podocarpáceas, varias especies de Proteáceas y Mirtáceas y *Drimys winteri*. Se trata del tipo forestal siempreverde que constituye un mosaico de comunidades y poblaciones de especies que está determinado por distintas condiciones edáficas, topográficas, sucesionales y antrópicas (Figura 3.22).

La distribución de las especies en función de sus propios requerimientos en un sentido latitudinal refuerza el concepto individualístico explicando la ocurrencia de un continuum vegetacional (Donoso, 1989b) que continúa hacia el sur en las islas y archipiélagos y en la costa del continente, interrumpida en ésta sólo por los hielos eternos de los campos de Brügger y por los bosques de *Pilgerodendron uvifera* en el centro de las islas y litoral. Esta continuidad de la vegetación va más allá del tipo forestal siempreverde extendiéndose hacia el sur mediante el tipo forestal Coigüe de Magallanes *(Nothofagus betuloides)*, en que la dominancia de esta especie determina el nombre del tipo, pero sin definir por ello una comunidad tipo o discreta. Muchas especies, como *Drimys winteri, Embothrium coccineum,*

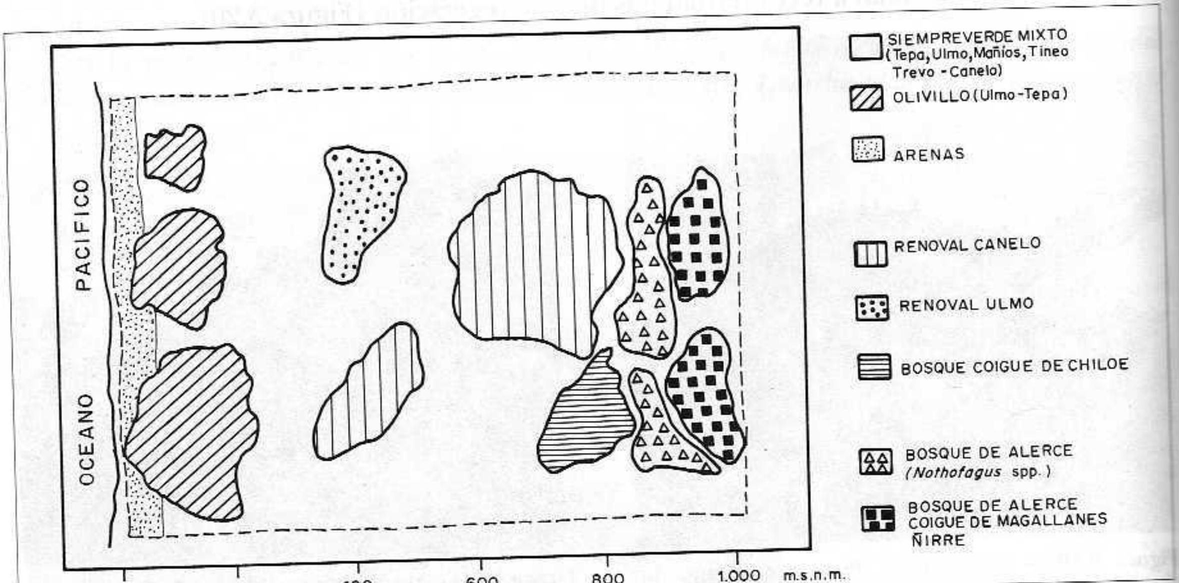

OCEANO PACIFICO
0
200
400
600
800
1.000
m.s.n.m.
SIEMPREVERDE MIXTO (Tepa, Ulmo, Mañíos, Tineo Trevo - Canelo)
OLIVILLO (Ulmo-Tepa)
ARENAS
RENOVAL CANELO
RENOVAL ULMO
BOSQUE COIGUE DE CHILOE
BOSQUE DE ALERCE (Nothofagus spp.)
BOSQUE DE ALERCE COIGUE DE MAGALLANES ÑIRRE

Figura 3.22. – *Mosaico de comunidades y poblaciones de especies que se desarrollan en las laderas occidentales de la Cordillera de la Costa de Valdivia por variación de condiciones medioambientales y antrópicas, dentro de un continuum a lo largo del gradiente altitudinal.*

Podocarpus nubigena se mantienen con diferentes niveles de importancia, que los van perdiendo o cambiando a lo largo del continuum.

La distribución de las especies en el gradiente altitudinal de la Cordillera de la Costa se manifiesta en ambas laderas como un continuum (Figura 3.23), en la parte más alta del cual aparecen las poblaciones, en algunos casos casi puras y discretas, de *Fitzroya cupressoides*.

El continuum altitudinal también se presenta en las laderas occidentales de la Cordillera de los Andes, con características parecidas a aquellos de la Cordillera de la Costa (Araya, 1982; Donoso, 1989). Los bosques de *Fitzroya cupressoides* que junto con *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus betuloides* dominan las cumbres de estas montañas van perdiendo importancia hacia el lado argentino, en el este, donde nuevamente el biombo climático determina un importante cambio gradual en el medio ambiente que se refleja en la vegetación (Figuras 3.23 y 3.24).

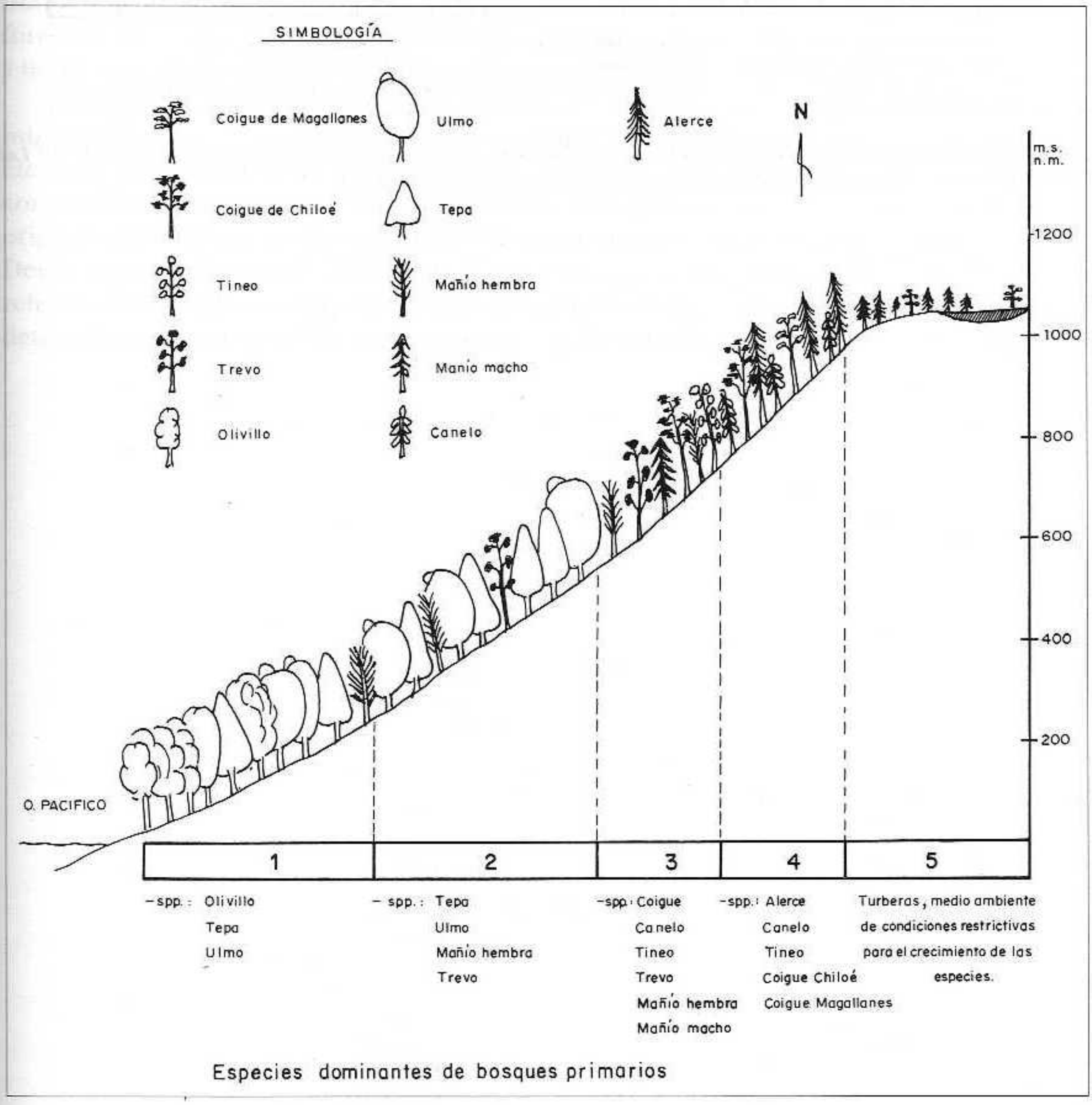

SIMBOLOGÍA
Coigue de Magallanes
Ulmo
Alerce
N
Coigue de Chiloé
Tepa
Tineo
Mañío hembra
Trevo
Manío macho
Olivillo
Canelo
m.s.n.m.
1200
1000
800
600
400
200
O. PACIFICO
1
2
3
4
5
-spp.: Olivillo Tepa Ulmo
- spp.: Tepa Ulmo Mañío hembra Trevo
-spp.: Coigue Canelo Tineo Trevo Mañío hembra Mañío macho
-spp.: Alerce Canelo Tineo Coigue Chiloé Coigue Magallanes
Turberas, medio ambiente de condiciones restrictivas para el crecimiento de las especies.
Especies dominantes de bosques primarios

Figura 3.23. – *Continuum vegetacional en un perfil de la Cordillera de la Costa de Valdivia (C. Donoso y M. González).*

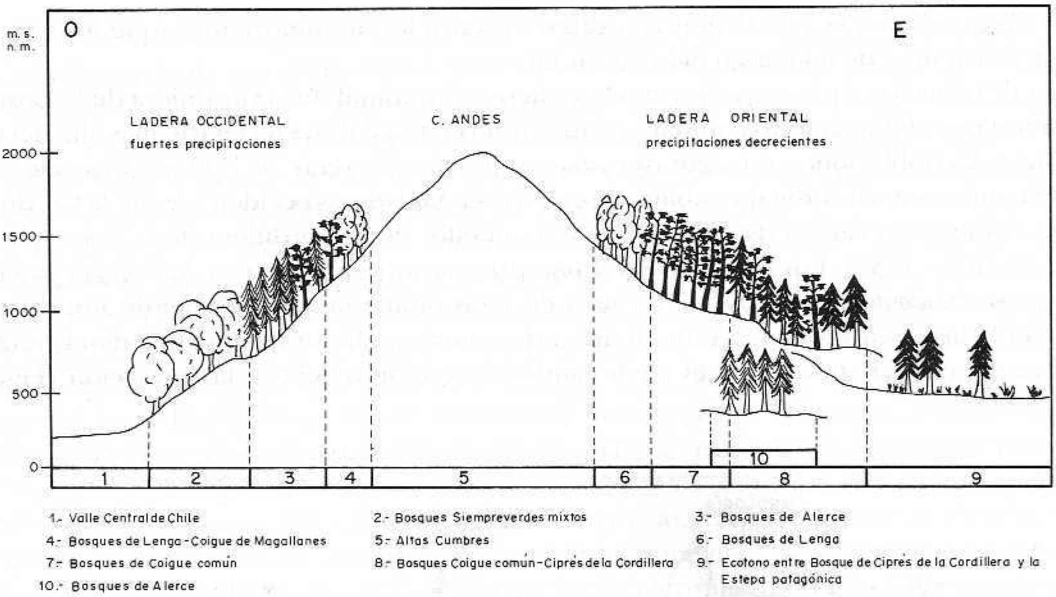

m. s. n. m.
O
E
LADERA OCCIDENTAL
fuertes precipitaciones
C. ANDES
LADERA ORIENTAL
precipitaciones decrecientes
2000
1500
1000
500
0
1
2
3
4
5
6
7
8
9
10
1.- Valle Central de Chile
2.- Bosques Siempreverdes mixtos
3.- Bosques de Alerce
4.- Bosques de Lenga-Coigue de Magallanes
5.- Altas Cumbres
6.- Bosques de Lenga
7.- Bosques de Coigue común
8.- Bosques Coigue común-Ciprés de la Cordillera
9.- Ecotono entre Bosque de Ciprés de la Cordillera y la Estepa patagónica
10.- Bosques de Alerce

Figura 3.24. – *Continuum de la vegetación desde el Llano Central hasta la Patagonia entre los paralelos 41º30' - 42º30' Lat. Sur (C. Donoso y M. González modificado en la parte argentina De Hueck, 1978).*

Tercera Parte

DINÁMICA DE LOS BOSQUES

Al analizar la comunidad forestal desde el punto de vista de su estructura y de las variaciones posibles de encontrar en las especies que la componen, estamos refiriéndonos a variación o cambios en el espacio. Los cambios estructurales y de composición que se encuentran en las comunidades son esencialmente función de cambios medioambientales. Cuando nos detenemos frente a, o dentro de un bosque, lo vemos muy quieto y aparentemente estable e inmodificable si no intervenimos drásticamente sobre él. Sin embargo, las comunidades forestales son organizaciones dinámicas, lo que significa que cambian también en el tiempo y tienen un origen que puede ser variado porque es función de múltiples factores.

Para profundizar en las causas últimas que originan las comunidades es necesario introducirse en una variedad de disciplinas como la biogeografía, la palinología, la geología, etc., que, desde un punto de vista práctico inmediato, hacen inmanejable e ineficiente ese conocimiento. Para resolver casos puntuales en la práctica, así como para aproximarse al origen verdadero de una comunidad, será conveniente y necesario acudir a esas disciplinas. Desde el punto de vista de la Ecología Forestal como ciencia básica de la Silvicultura, es útil referirse a un grupo o complejo de factores que se conjugan de maneras muy variadas para determinar cómo es posible que se origine y se desarrolle una comunidad forestal.

CAPÍTULO IV

ANÁLISIS DEL ORIGEN Y DESARROLLO DE UNA COMUNIDAD FORESTAL

1. Introducción

De acuerdo con Major (1951), la formación de una comunidad vegetal es función de cinco factores, que se indican como sigue:

Comunidad vegetal = **f** (o, c, p, r y t)
que corresponden a:
o = organismos
c = clima
p = material parental del suelo
r = topografía o relieve
t = tiempo

Estos factores sin duda están presentes en cualquier momento de una comunidad vegetal puesto que representan a los componentes bióticos y abióticos del ecosistema, es decir, al ecosistema en sí en cualquier momento de su desarrollo, momento que queda representado por el factor tiempo.

Desde el punto de vista del análisis causal o del origen y desarrollo de una comunidad forestal parece más adecuado utilizar los cinco factores definidos por Müeller-Dombois y Ellenberg, expresados en la siguiente función:

Comunidad vegetal = **f** (f, a, e, h, t)
donde:
f = flora
a = accesibilidad al hábitat
e = habilidad competitiva
h = hábitat
t = tiempo

A diferencia de la función de Major, que enfatiza los factores del hábitat a través del clima, el material parental del suelo y la topografía, la función de Mueller-Dombois y Ellenberg enfatiza a los factores que representan a complejos organismos mediante la flora, la accesibilidad al hábitat y las propiedades ecológicas de las especies, factores que se consideran de relevante importancia en el análisis de las causas que dan origen a una determinada comunidad forestal. Ellos serán analizados con más detalle a continuación.

El factor tiempo se halla siempre presente cuando se está tratando el tema de dinámica y estará implícito en el análisis de cada uno de los otros factores, porque ellos experimentan cambios en el tiempo, tienen diferentes duraciones y tasas de cambio, o diferentes edades e historias.

Finalmente, todos estos factores interactúan permanentemente y de distintas maneras, interacción que es una parte constitutiva esencial de los ecosistemas y que define a la ecología. La interacción entre los factores posibilita que aquel que es determinante en un momento quede enmascarado por otro en un momento posterior y que ciertos organismos se vean favorecidos por uno y desfavorecidos por otro. Esto significa una relación causa-efecto que puede ser muy compleja y difícil de captar y que hace muy dinámicas a las comunidades forestales, aunque para la visión común parezca lo contrario.

2. La flora

La idea en relación con el origen de una comunidad vegetal que suponemos desierta en un momento dado de su historia, es que a ella podrá acceder un tipo de flora que es propia de la región. Si esta área descubierta se ha producido por ejemplo en la Cordillera de los Andes de Valdivia, a altitud media, las especies de la flora que puede acceder a ella son aquellas propias de ese sector, como *Nothofagus dombeyi, Nothofagus alpina, Laurelia philippiana, Saxegothaea conspicua, Dasyphyllum diacanthoides,* y muchas otras especies menores. Será muy poco probable que puedan acceder especies de las áreas más altas y lejanas como *Nothofagus pumilio* o *Araucaria araucana,* u otras de áreas más bajas, como *Nothofagus obliqua, Eucryphia cordifolia, Laurelia sempervirens* o *Persea lingue.* Mucho más improbable o difícil sería que pudieran acceder al sitio descubierto especies de la región mediterránea de Chile, como *Quillaja saponaria, Cryptocarya alba o Lithraea caustica.*

Sin embargo, es más fácil apreciar la influencia de la flora como factor determinante del origen y desarrollo de una comunidad forestal, si se comparan las floras de distintas partes del mundo. En puntos muy distantes del hemisferio norte y del hemisferio sur podemos encontrar hábitat muy similares que, sin embargo, poseen floras completamente distintas, propias de diferentes regiones florales, que determinan que las comunidades que se originan sean también muy distintas. Uno de los ejemplos más conocidos de este tipo es el de las floras de las cinco regiones mediterráneas del mundo. Si se comparan aquellas de la región mediterránea europea con la del Cabo al sur de África, o del sur de Australia, o las áreas mediterráneas de California y Chile, se observará que, aun cuando la fisionomía de las comunidades de bosques y matorrales propias de ellos son muy similares, las floras son completamente distintas.

Similar ejemplo se puede dar si se comparan los bosques de Nueva Zelanda con aquellos del sur de Chile. Aun cuando éstos podrían tener un pasado común y, por la similitud climática las comunidades son fisionómicamente muy parecidas, a través de los siglos las floras han evolucionado de modo diferente y, aun cuando muy emparentadas, son totalmente distintas.

No podríamos esperar entonces que, aunque fuera posible desde el punto de vista adaptativo, apareciera espontáneamente flora de California en un área desnuda de los cerros próximos a Santiago de Chile, o flora de Nueva Zelanda en un deslizamiento de tierra de la Cordillera de los Andes del sur de Chile o de Argentina.

3. El hábitat

Este factor corresponde al conjunto de subfactores del medio ambiente que están operando en el lugar donde ha de originarse y desarrollarse una comunidad forestal. Estos subfactores son los elementos del clima, del sustrato geológico y del suelo y de la topografía; y los organismos, incluidos sus efectos de pastoreo, ramoneo y aquellos derivados de la acción humana, entre los cuales también puede estar el fuego.

Gran parte de estos factores pueden estar operando en el lugar en el mismo momento en que se inicia el desarrollo de un bosque, como son especialmente el macroclima, el sustrato geológico y la geomorfología y topografía del lugar. La combinación de factores del hábitat en ese momento tendrá un efecto decisivo en la flora que puede establecerse en el lugar dando origen a una comunidad vegetal. Por ejemplo, la combinación de bajas temperaturas nocturnas e invernales y altas temperaturas diurnas y estivales, con gran acumulación de nieve que se prolonga en la primavera disminuyendo la longitud del período vegetativo, junto con la falta de desarrollo del suelo, todo ello derivado de una posición topográfica que origina un bolsón u hoyo de frío en la montaña, determina un tipo de flora que es capaz de establecerse en ese lugar. Sin duda esta combinación de factores es susceptible de cambio en el tiempo debido a los efectos de la vegetación sobre el hábitat, lo que puede dar origen a que otro tipo de flora sea favorecida, derivando en un cambio en la vegetación que significa el desarrollo de otra comunidad.

Sin embargo, para comprender adecuadamente el efecto del hábitat sobre la combinación de especies que constituyen una comunidad forestal en un momento dado, es necesario conocer cómo actúan individualmente esos factores sobre las plantas y cómo reaccionan las diferentes especies frente a la acción de los factores medioambientales. Ese es el campo de la Autoecología que es tratado en numerosos textos (Daubenmire, 1974; Spurr y Barnes, 1980; Donoso, 1981a).

4. *Accesibilidad al hábitat*

Este factor es definido por Mueller-Dombois y Ellenberg (1964) como la capacidad de una especie determinada para llegar o acceder al hábitat o área donde va a originarse una comunidad. En el área en general existe una flora que es potencialmente capaz de llegar hasta el hábitat en cuestión, pero ello no significa que necesariamente ese hábitat vaya a ser ocupado por todas las especies de esa flora porque, por diferentes razones, no todas ellas serán capaces de llegar al lugar o de establecerse en él. De este modo, este factor es de primera importancia en cuanto al desarrollo de una comunidad.

La accesibilidad de una especie a un hábitat determinado depende principalmente de los siguientes factores:

- La edad y estado de desarrollo reproductivo de la especie, así como de su vitalidad en el momento y altura de la planta.
- El mecanismo de reproducción y la capacidad reproductiva de la especie.
- El mecanismo de dispersión de las semillas.
- La abundancia de producción de semillas de la especie.
- La ubicación de la especie en relación con el área, es decir, de la distancia a que se encuentra y de la posición respecto de ella.

Noble y Slatyer (1980) califican como "atributos vitales" de las especies en términos de dinámica de la vegetación, a aquellas características de vida de las especies que son determinantes en una secuencia de reemplazo de la vegetación. Los grupos de atributos vitales son los siguientes:

- Método de llegada al sitio o persistencia de la especie en él, durante y después de la alteración que dejó el área desnuda.
- Capacidad para establecerse y crecer hasta la madurez en la comunidad en desarrollo.
- Tiempo tomado por la especie para alcanzar etapas críticas de vida.

Parte de estos factores se analizarán más detalladamente bajo el subtítulo Ecología de la Regeneración, en el capítulo V.

De los factores de accesibilidad señalados, se desprende que son de especial importancia los bosques o comunidades vegetales contiguas al área o hábitat en discusión. Suponiendo un tipo determinado de comunidades aledañas, la accesibilidad al área de las especies que las constituyen dependerá de los factores señalados. Un somero análisis de estos factores permite concluir que ellos introducen un componente aleatorio en el origen y desarrollo de una comunidad frente a una flora y a un hábitat determinados. Por esa razón no es posible predecir en forma absoluta cómo se va a desarrollar un bosque a partir de ese hábitat y de esa flora, aun cuando es posible definir algunas etapas del desarrollo con un nivel alto de probabilidades de acertar. Debido a este componente aleatorio se podrán encontrar en un área determinada variaciones importantes en la composición y estructura de la vegetación (Figura 4.1).

Si un hábitat queda desnudo y abierto, disponible para que a él accedan especies de los bosques próximos o en contacto con el área, el establecimiento de especies dependerá en gran medida del estado en que quedó el área en función del tipo de fenómeno que la originó. Según ello determinadas especies que tienen capacidad de reproducirse vegetativamente desde las yemas adventicias que quedaron latentes en los tocones, o de raíces superficiales, si éstos permanecieron después de una tala, de un temporal de viento o de un incendio, se establecen mediante brotes vegetativos muy vigorosos que aportan alto porcentaje de cobertura (Figura 4.1).

Parte importante de la vegetación forestal chilena y argentina subantártica tiene esta capacidad, lo que le ha permitido mantenerse en muchos tipos forestales resistiendo sucesivas cortas o incendios.

Obviamente, las características de la vegetación dependerán en esos casos de la composición que tenía el área antes de que se produjera el evento que la dejó disponible. Es

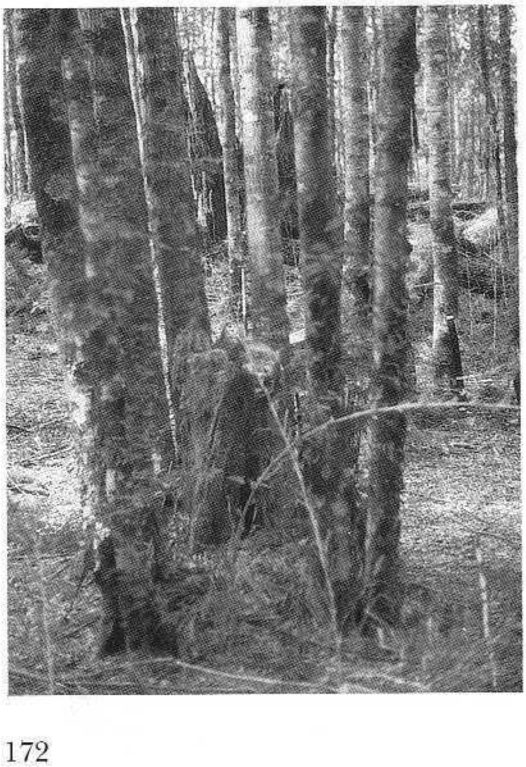


Figura 4.1. – *Renoval de* Nothofagus alpina *en la Cordillera de los Andes de Malleco, Jauja, en que se aprecia la reproducción de tocón de la especie que le permite establecerse o reocupar el área rápidamente (Fotografía tomada por el autor en 1981).*

frecuente que parte de esas áreas sea cubierta rápidamente por especies del género *Chusquea*, bambúcea que se reproduce rápidamente desde los rizomas que quedaron en la superficie del suelo. Las formas de reproducción vegetativa que presentan las plantas como estrategias para establecerse en áreas abiertas las describen Spurr y Barnes (1980, pág. 77).

Si no quedan tocones, raíces o rizomas en el área, la revegetación de ella dependerá de la reproducción sexual de las especies, es decir, de las semillas disponibles. Una de las primeras fuentes de semilla con que generalmente cuenta un área abierta la suministran las semillas vivas latentes de muchas especies que permanecen, a veces en grandes cantidades y por muchos años, en el piso del bosque. Cuando se tala un rodal es común que aparezcan espontáneamente especies que no estaban en él o que eran muy escasas. Estas especies tienen su origen en semillas que se encontraban en el suelo y que no habían germinado porque las condiciones medioambientales no lo permitían (Oosting y Humphreys, 1940).

→ Sin embargo, si no han quedado tocones o raíces que permitan una reproducción vegetativa fuerte, la composición de especies y desarrollo de la comunidad en el área disponible dependerá de los otros factores relacionados con las especies de los bosques cercanos y la topografía y medio ambiente del área. En primer lugar, tendrán mayor probabilidad de acceder al área aquellas especies que estén próximas y en los bosques aledaños, pero además esas especies deberán tener un estado de maduración (edad o desarrollo reproductivo) y una altura que les permita producir semillas y llegar al área con ellas. Si estas condiciones son suficientes será importante el mecanismo de dispersión de las semillas; especies con semillas livianas o con mecanismos de dispersión anemófila tendrán alta probabilidad de acceder hasta los puntos más distantes del área abierta; mientras que semillas pesadas no tendrán capacidad de caer más allá de la periferia de las copas de los árboles, salvo que se ubiquen en las partes altas o medias de las laderas, en cuyo caso se concentrarán en las áreas bajas o en terrazas o pequeñas hondonadas a lo largo de la pendiente, pero en ningún caso, incluso cuando son dispersadas por aves, cubrirán homogéneamente el área. Finalmente, si todos los factores señalados son favorables para la ocupación del hábitat por una especie determinada, el momento debe coincidir con una producción abundante de semillas, lo que no ocurre permanentemente en muchas especies forestales que tienen ciclos con años de alta o buena producción, otros con producción mediana y algunos, en muchas especies, con producción nula o muy escasa.

El hecho que tengan que conjugarse todos estos factores o, al menos, la mayor parte de ellos para que un hábitat sea ocupado por una o algunas especies, determina que el factor azar sea muy importante y explica parte de la gran variación que es posible encontrar en las diferentes etapas del desarrollo de las comunidades en hábitat similares. En términos generales, puede afirmarse entonces que el proceso de desarrollo de una comunidad forestal no está predeterminado.

5. Capacidad competitiva

Es evidente que la mayor o menor facilidad o probabilidad que tienen las especies para acceder a un hábitat determinado depende también, en gran parte, de las propiedades ecológicas de las especies, como lo son muchas de las mencionadas en el título precedente. Sin embargo, una vez que la o las especies de la flora de un área han accedido a ella mediante sus capacidades reproductivas o de dispersión de semillas y se han establecido en ese hábitat, se hacen importantes otras capacidades o propiedades ecológicas de las especies que le

Gause". De este principio resulta que más importante que la competencia misma en la lucha darwiniana por la existencia (Colinvaux, 1973), es la acción de evitar la competencia, que es justamente lo que logran alerces, araucarias y cipreses viviendo en los rigurosos ambientes donde ellos habitan. Whittaker (1975) discute estos principios en el interesante estilo que le es habitual (págs. 20-28).

Para analizar adecuadamente la respuesta de las especies frente a la competencia, Ellenberg (1953) desarrolló la idea de diferenciar la respuesta de una especie a la competencia con otras, en "respuesta fisiológica" y "respuesta ecológica". La primera es aquella que tiene una especie que crece en un cultivo simple o de una especie, o en un monocultivo, situación en la cual no hay influencia por interferencia con otras especies sobre la respuesta fisiológica de la planta de la especie en cuestión. La respuesta ecológica, en cambio, es aquella que presenta la especie en condiciones naturales, entre las cuales está la competencia de otras especies. Esta respuesta se encuentra en bosques o comunidades naturales y, en gran medida, en cultivos o plantaciones mixtas. Es importante señalar que la respuesta ecológica de una especie y también de una raza ecológica o ecotipo, así como de diferentes sectores de un ecocline, no pueden ser iguales porque la respuesta depende de la constitución de la especie y muy importantemente de la constitución de sus competidores. Un ecotipo en una especie es distinto genéticamente a otro y, además, gran parte de los competidores son distintos en los diferentes sitios del rango total de distribución de una especie, de sus ecotipos y de las diferentes partes de sus ecoclines, si éstos existen, razón por la cual es esperable que sus respuestas al medioambiente y a la competencia sean también diferentes.

La Figura 4.2 ilustra los conceptos de respuesta fisiológica y respuesta ecológica de una especie en relación con un factor determinado del ambiente. Ellas están expresadas por curvas de campana referidas al gradiente del factor pH del suelo en el eje de las x, para distintas especies, y a la biomasa de las plantas en porcentaje en el eje de las y (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). La curva que representa la respuesta fisiológica se obtiene evaluando el desarrollo de una especie, en condiciones de cultivo o laboratorio, expresado mediante algún parámetro, como puede ser la biomasa, el crecimiento en volumen, en AB, en altura

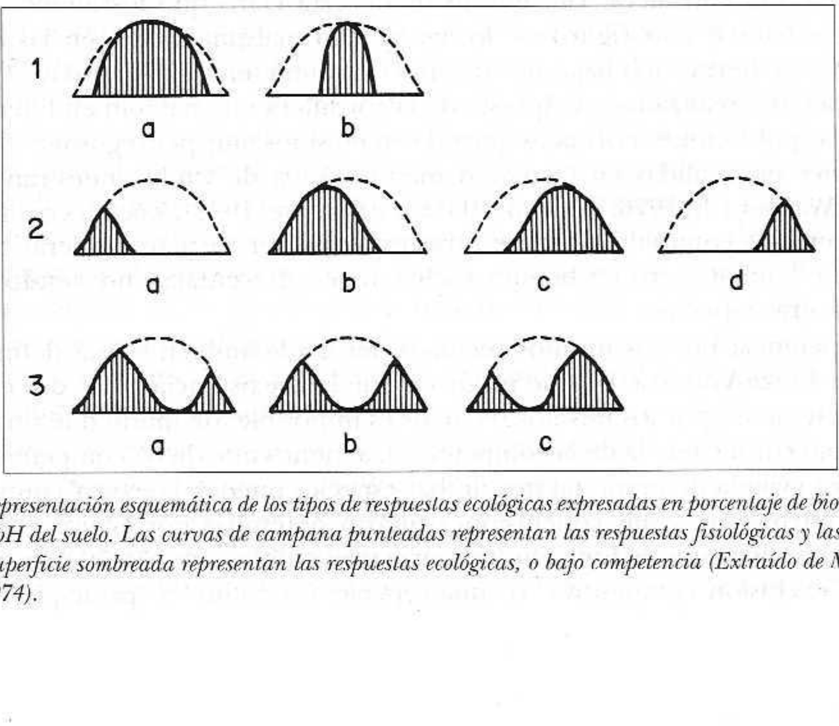


Figura 4.2. – *Representación esquemática de los tipos de respuestas ecológicas expresadas en porcentaje de biomasa, en relación con el factor pH del suelo. Las curvas de campana punteadas representan las respuestas fisiológicas y las curvas con línea continua y superficie sombreada representan las respuestas ecológicas, o bajo competencia (Extraído de Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).*

o en diámetro, u otro, frente al gradiente de un factor medioambiental, como pueden ser variables del clima o del suelo. Al graficar estas variables se obtiene un rango de tolerancia de la especie al factor medioambiental que se expresa en una curva de forma de campana. El óptimo fisiológico corresponde a la cumbre de la curva de tolerancia para un factor determinado. En el ejemplo de la Figura 4.2, Mueller-Dombois y Ellenberg (1974), distinguen los siguientes tipos de respuesta ecológica que podría presentar una especie frente a un factor del medioambiente y dentro de su rango de tolerancia.

1. El óptimo ecológico coincide con el óptimo fisiológico.
   a) La amplitud ecológica es sólo un poco más restringida que la fisiológica, es decir, la especie ocupa gran parte de su rango posible en relación con un factor.
   b) La amplitud ecológica está restringida sólo a la parte central, coincidente con el óptimo del rango de tolerancia fisiológica de la especie para un factor.
2. El óptimo ecológico se desplaza hacia uno u otro lado del gradiente del factor medioambiental cubierto por el rango de tolerancia o amplitud fisiológica de la especie y no ocupa el óptimo fisiológico de la especie. Los casos a) y d) poseen amplitudes ecológicas estrechas ubicadas en la parte extrema menor y mayor, respectivamente, del rango de tolerancia. Los casos b) y c) son iguales, pero con rangos de amplitud ecológica mayores.
3. Se producen dos óptimos ecológicos que no coinciden con el óptimo fisiológico; pero la amplitud ecológica ocupa una amplia parte del rango de tolerancia para el factor. En el caso b) la distribución de los rangos de tolerancia y de los óptimos ecológicos son simétricas respecto de la amplitud y del óptimo fisiológico, mientras que en los casos a) y c) son más pronunciados hacia el extremo menor y el mayor, respectivamente, del gradiente del factor.

Mueller-Dombois y Ellenberg (1974) demuestran estas situaciones con ejemplos de varias especies, la mayor parte herbáceas, de Europa Central, en relación con el factor pH del suelo. Como ejemplos de especies forestales citan a *Fagus sylvatica* que se adapta a la situación 1a. y *Pinus sylvestris*, a la situación 3b. Estos óptimos ecológicos para un factor del medioambiente pueden restringirse a un área importante del rango de distribución de una especie, donde las condiciones medioambientales y las especies competidoras son propias de esa área. Waring y Major (1964) realizaron un trabajo de este tipo para numerosas especies de diferentes tipos vegetacionales de la región costera de California; determinaron la amplitud ecológica de las especies arbóreas en función del porcentaje de área basal ocupada por ellas en el rodal en relación con un gradiente de humedad mínima disponible en el suelo durante el año, expresado como porcentaje de la capacidad total de almacenamiento y en relación con un gradiente nutricional representado por el Calcio reemplazable (intercambiable más soluble) (en Eqs/m^2 a 30 cm de profundidad del suelo). Ejemplos para las especies *Libocedrus decurrens, Pseudotsuga menziessi, Arbustus menziessi* y *Umbellularia californica* se muestran en la Figura 4.3.

Como se aprecia en la Figura 4.3, una misma especie puede mostrar el mismo tipo de respuesta ecológica a gradientes de factores medioambientales distintos, como ocurre en el caso de *Libocedrus decurrens* (Figura 4.3a), o muy distintas, como es el caso de *Pseudotsuga menziessi* (Figura 4.3c) y *Arbustus menziessi* (Figura 4.3b). Algunas especies tienen el tipo de respuesta ecológica 3 de la Figura 4.2 como *Pseudotsuga menziessi* para el gradiente de Calcio (3b) o *Umbellularia californica* para el de humedad (3c) (Figura 4.3d). Estas distribuciones bimodales pueden derivar de competencia en los niveles del óptimo fisiológico de las especies, de variación ecotípica edáfica o climática o del efecto de otro factor del medioambiente, como puede ser la luminosidad (Waring y Major, 1964).

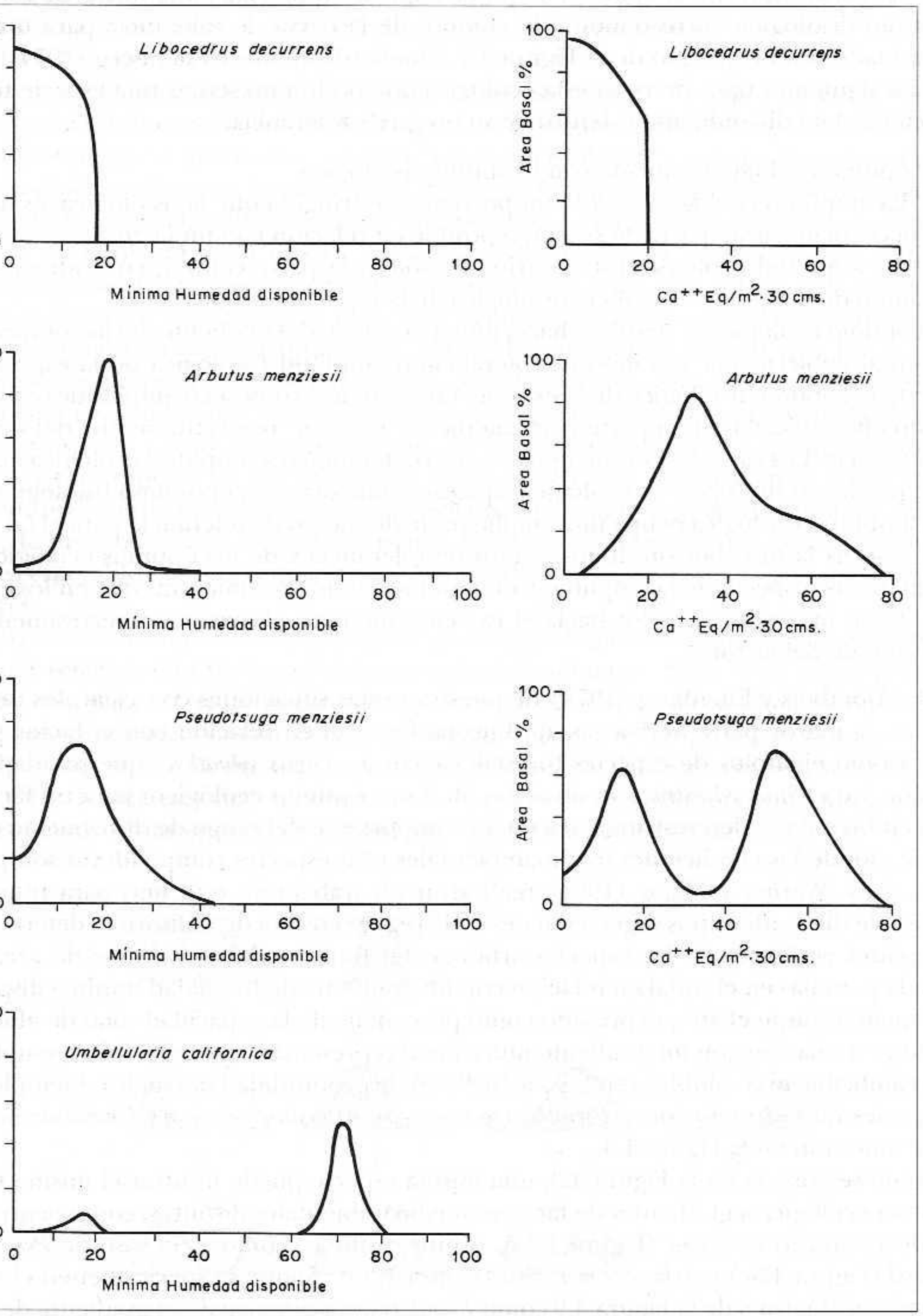


Figura 4.3. – *Distribución de algunas especies arbóreas de la región costera de California en términos de área basal y en relación con un gradiente de humedad mínima disponible en el suelo durante el año y uno de Calcio reemplazable en el suelo a 30 cm de profundidad (Según Waring y Major, 1964).*

No se han efectuado trabajos de este tipo para mostrar ejemplos en los bosques chilenos y argentinos, pero es fácil inferir casos parecidos a los que muestran Waring y Major (1964) para diferentes especies. Por ejemplo, de la Tabla 3.3 que muestra el número de árboles y el área basal por hectárea de diferentes especies en una secuencia de rodales a lo largo de un gradiente altitudinal en la Cordillera de los Andes de Valdivia, se puede inferir una curva que expresa la distribución de varias especies, en particular *Nothofagus dombeyi, Nothofagus alpina* y *Laurelia philippiana*, en términos de área basal o de número de árboles por hectárea a lo largo de un gradiente medioambiental, que podría ser humedad disponible en el suelo, profundidad de suelo, temperatura, etc. La curva que se desarrolla corresponde a la amplitud ecológica de cada especie en el área y a través de la Tabla 3.3 se puede apreciar que, en términos de área basal, el óptimo ecológico para *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus alpina* se ubica entre los 700 y 900 m de altitud, mientras que para *Laurelia philippiana* puede estar entre los 500 y los 700 m.

Lo anteriormente explicado indica que las respuestas ecológicas y fisiológicas de las especies deben compararse sólo en relación con el gradiente de un factor y no con el conjunto del complejo total de factores (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Los parámetros a los cuales responden las plantas son muchos y las curvas a que dan origen son de muy diferentes formas, con amplitudes y óptimos muy diversos, como se aprecia en la Figura 4.3. Además, especialmente para especies con amplio rango de distribución, en las que con frecuencia se encuentran dos o más ecotipos o claras variaciones clinales, que implican adaptaciones a medioambientes distintos y, por lo tanto, diferentes requerimientos fisiológicos, es conveniente obtener conclusiones e interpretaciones de experimentos realizados con semillas de procedencias locales o con material vegetativo.

Mueller-Dombois y Ellenberg (1974) señalan que el aspecto más conclusivo de este análisis de las respuestas ecológicas y fisiológicas de las especies al medioambiente es que "se debe ser muy cuidadoso con la caracterización de los requerimientos fisiológicos de determinadas especies o ecotipos a partir de observaciones de terreno". Es así como no se puede concluir del hecho que una especie se desarrolle habitualmente en suelos ácidos, que ella sea acidófila. De acuerdo con los autores eso es verdadero sólo para especies que se ubicaran en los tipos 1.a y 1.b de la Figura 4.2, en que el óptimo ecológico coincide con el óptimo fisiológico. Sin embargo, las especies que se asocian a pH ácidos pertenecen a los tipos 2a, 2b o 3a de la Figura 4.2, en los cuales el óptimo ecológico está ubicado en un pH muy bajo, pero está muy alejado del óptimo fisiológico, es decir, la especie tolera la acidez del suelo, pero puede crecer mucho mejor en suelos con pH menos ácidos. Quizás un ejemplo de este tipo en especies chileno-argentinas lo constituye *Fitzroya cupressoides* que se observa creciendo muy bien y más rápidamente en condiciones de menor acidez que aquéllas en que vive normalmente.

El mismo análisis se puede realizar para especies que se califican, por ejemplo, de xerófilas o hidrófilas. Es interesante para todos estos casos realizar los estudios pertinentes para determinar las amplitudes y los óptimos fisiológicos de las especies que habitan en esas condiciones extremas, de modo de verificar la posibilidad de llevarlas a mejores condiciones, bajo cultivo, donde ocupen su óptimo fisiológico del cual han sido desplazadas por la competencia, o si efectivamente han evolucionado y se encuentran ocupando sus óptimos fisiológicos en las condiciones extremas en que habitan.

La capacidad competitiva de una especie depende de su potencial genético. Siguiendo a Mueller-Dombois y Ellenberg (1974), el potencial genético que determina la capacidad competitiva de una especie, se manifiesta en sus requerimientos fisiológicos y en su estructura morfológica. Los requerimientos fisiológicos corresponden a la combinación de tipos y cantidades de los recursos o factores del medioambiente que la especie requiere para cumplir adecuadamente sus funciones vitales y por los cuales compite con otras especies o el individuo con otros de la misma especie. La estructura morfológica se expresa en gran medida en las formas de vida de las especies y se manifiesta en una serie de propiedades que les aportan diferentes capacidades para competir. Las propiedades destacadas por Mueller-Dombois y Ellenberg (1974) son las siguientes:

a) Germinación y tasa de crecimiento en los primeros estados de desarrollo. La alta producción de semillas de una especie y buenos mecanismos de dispersión facilitan la accesibilidad de ella al hábitat, pero para que el acceso se haga efectivo se requiere que las semillas germinen y produzcan plántulas. Por consiguiente, una alta capacidad germinativa, así como la energía germinativa de una especie significará una mayor capacidad competitiva en esa etapa frente a otras especies con menos semillas y más baja capacidad germinativa. Esa ventaja se ve reforzada por semillas de buen tamaño, con abundantes reservas. Las plántulas podrán crecer vigorosamente en un principio, pero en la medida que aumenten de tamaño los requerimientos fisiológicos se harán mayores y los individuos o especies con tasas de crecimiento más bajas se verán desfavorecidos por una menor capacidad competitiva en esa etapa. El crecimiento de las plantas en estas primeras etapas difiere según se trate de suelos fértiles o infértiles (Daubenmire, 1974). En suelos pobres una gran cantidad de plantas jóvenes no serán capaces de crecer mucho más unas que otras, permaneciendo todas uniformemente pequeñas o achaparradas (respuesta plástica). En suelos fértiles, en cambio, se expresarán las diferencias genéticas entre individuos, creciendo algunos rápidamente mientras otros van quedando suprimidos y muriendo, con lo que disminuye la densidad. Sin duda, estas expresiones de las diferencias genéticas como respuesta a la competencia serán diferentes según las características propias de cada especie. Por otra parte, mientras más lento es el crecimiento de las plántulas de una especie, más prolongado es el período de vulnerabilidad frente a los factores físicos y bióticos del medioambiente. En el caso de los árboles, el crecimiento inicial de las especies intolerantes es muy rápido, lo que les permite alcanzar rápidamente cierta altura y evitar así el efecto negativo de la sombra. Las especies tolerantes, en cambio, crecen más lento en estas etapas iniciales, pero resisten bien a la sombra e incluso, necesitan de cierta protección de ella durante esas etapas de crecimiento.

b) Sistema radicular. El sistema o tipo de raíces es muy importante para efectos de competencia en todas las etapas de desarrollo de la especie. En una primera etapa, la rápida penetración de una raíz pivotante puede ser una ventaja competitiva importante cuando la humedad desciende rápidamente hacia capas más profundas del suelo durante la época de crecimiento y no es repuesta por nuevas lluvias, como ocurre en zonas mediterráneas. Por otra parte, una raíz extendida con abundancia de raicillas absorbentes cerca de la superficie del suelo puede ser fundamental para el éxito de una especie que invade un hábitat abierto en un período o en un clima de lluvias cortas que sólo penetran en la superficie del suelo. Las características del sistema radical, en especial su densidad, profundidad y morfología de las raíces absorbentes, son propiedades importantes para el éxito de la competencia durante toda la vida de la planta. Las especies que terminan coexistiendo en un mismo hábitat generalmente evitan la competencia radicular entre ellas ocupando distintas profundidades y desarrollando distintas morfologías y densidades de raíces secundarias. Los individuos de una misma especie están obligados a utilizar el mismo segmento de suelo y a competir fuertemente por los mismos recursos disponibles en ese segmento.

c) Altura final. Esta característica es de primera importancia en la competencia entre especies por los recursos del medio ambiente. La especie que alcanza mayor altura recibe mayor cantidad de luz y proyecta su sombra sobre las demás; la alta capacidad fotosintética de esos individuos está necesariamente ligada con buen desarrollo de raíces y absorción de agua y nutrientes; por otra parte el mayor tamaño significa ocupación de más espacio en detrimento de las demás especies o individuos. Sin embargo, plantas más pequeñas pero tolerantes a la sombra con bajos porcentajes de competencia, pueden tener pleno éxito bajo el dosel de los individuos de mayor tamaño. Incluso cuando los grandes intolerantes que dominan el bosque en altura y tamaño mueren y caen, muchas especies tolerantes son capaces de reaccionar creciendo rápidamente y ocupando el dosel, con lo que impiden el establecimiento en ese espacio de otros individuos intolerantes de mayor tamaño. Esto muestra que la característica altura final no es un valor absoluto en cuanto a capacidad competitiva.

d) Ritmos fisiológicos, en especial duración de la fotosíntesis. Una especie que posee un eficiente y prolongado período de fotosíntesis a lo largo del año será más vigorosa que la que no lo posee y tendrá por eso mayor capacidad competitiva. Lo mismo ocurrirá para especies que inician más temprano la actividad radicular en la primavera y la finalizan más tarde en el otoño. *Nothofagus dombeyi*, por ejemplo, inicia su actividad radicular durante sus primeros años de vida a mediados de agosto mientras *Nothofagus alpina* lo hace durante septiembre, lo que generalmente proporciona al primero un desarrollo más vigoroso y competitivo (Smulders, 1988). En general, las especies que poseen ritmos iguales o similares son fuertes competidoras, mientras que las que poseen ritmos diferentes son más o menos complementarias (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

e) Longevidad. Aunque una especie carezca de gran parte de las adaptaciones o características que le aportan capacidad competitiva, si puede vivir largo tiempo, a la larga esa longevidad será la característica que le permitirá sobrevivir en el hábitat, pudiendo incluso llegar a dominarlo. *Fitzroya cupressoides* y *Araucaria araucana* son coníferas de gran longevidad que logran dominar los bosques en los hábitat donde se desarrollan, gracias a esa particularidad (Donoso *et al.*, en prensa).

f) Formas de reproducción. Todos los factores y características que aumentan el potencial reproductivo por semillas de una especie favorecen a ésta en su capacidad competitiva para acceder a hábitat abiertos o a invadir otras comunidades en general. Por otro lado, las especies que tienen capacidad para reproducirse vegetativamente tienen una alta probabilidad de mantenerse en el hábitat que ya ocupan o para aumentar gradualmente la superficie ocupada. En los bosques chilenos, *Eucryphia cordifolia* tiene alta capacidad para producir vástagos de rápido crecimiento desde las raíces, lo que permite acceder eventualmente a claros que se producen en sitios donde sus semillas no acceden o donde las plántulas no tienen capacidad para establecerse; cuando el sitio se despeja, el aumento de temperatura en el suelo activa el desarrollo de tallos desde las raíces y esta especie es capaz de ocupar plena y rápidamente el sitio. Muchas otras especies hacen lo mismo sobre la base de reproducción vegetativa desde los troncos con posterioridad a alteraciones mecánicas derivadas de incendios, explotación, pastoreo y ramoneo, etc.

Un buen análisis de las adaptaciones relacionadas con la competencia se encuentra en Daubenmire (1974).

g) Alelopatía. Algunas especies tienen la capacidad de liberar sustancias químicas derivadas de su metabolismo, las cuales producen una inhibición en la germinación o en el crecimiento de los individuos de otras o de la misma especie. Si efectivamente el fenómeno ocurre en una especie, no cabe duda que formará parte importante de los elementos que conforman su habilidad competitiva y jugará un importante papel en el control de la distribución de las especies. Un análisis sucinto de este fenómeno se realiza en el texto de autoecología que precede a éste (Donoso 1981a), así como en Mueller-Dombois y Ellenberg (1974). Tratados respecto del tema son el de Whittaker y Feeney (1971) y el de Rice (1974).

6. Tiempo

Los otros cuatro factores que determinan el desarrollo de una comunidad están constituidos por procesos que, obviamente, ocurren en el tiempo y poseen tasas de ocurrencia. Pero el tiempo como factor específico es también muy importante en cuanto él representa los acontecimientos históricos que ocurren en el desarrollo de una comunidad y pueden inducir un nuevo curso en él. El conocimiento de la historia del rodal es básico para reconocer y describir la estructura original y la actual del rodal como se señaló en la Introducción. Naturalmente la interpretación ecológica de las características de las especies en su relación con el medioambiente y con otras especies es la otra parte del conocimiento necesaria para reconocer la estructura del rodal y su dinámica.

En una próxima sección referida a los tipos de cambios en la vegetación y en las comunidades y ecosistemas, el factor tiempo será analizado con más detalle como introducción al tema de la sucesión vegetal.

CAPÍTULO V

ECOLOGÍA DE LA REGENERACIÓN

1. Introducción

Al analizar los factores que inciden en el origen y desarrollo de una comunidad forestal surge naturalmente en cada uno de ellos la importancia del momento inicial, el que es determinante del desarrollo y de la composición y estructura que tendrá la comunidad. De los factores analizados, la accesibilidad al área es el que está más fuertemente relacionado con ese momento inicial y él, para cada especie, depende a su vez de otra serie de factores, todos los cuales tienen relación con la reproducción y, por consiguiente, con la regeneración que se establecerá en el área o hábitat en cuestión. Esta fase de la Silvicultura es la llave que abre la puerta del éxito que se desea obtener mediante la aplicación de un método silvicultural.

Los métodos de reproducción del bosque pueden ser de dos tipos generales: por regeneración natural y por siembra directa o plantación. Los primeros se pueden agrupar en cuatro formas generales, cuyo detalle corresponde a la aplicación de la Silvicultura y se trata en textos especializados (Hawley y Smith, 1972; Perrin, 1964; Vita, 1978); ellos son los métodos de tala rasa, árboles semilleros, protección y selección. Cuando se aplican estos métodos en cualesquiera de sus numerosas variantes, es necesario ser capaz de predecir las probabilidades de que los árboles que quedan o los rodales contiguos o próximos produzcan suficiente semilla de especies y árboles deseados, en la forma y en el momento adecuados. Los métodos de reproducción artificial requieren de la recolección, almacenamiento y tratamiento adecuado de las semillas para la reforestación. En ambos casos, entonces, se necesita tener información sobre todos los procesos de que depende la regeneración y su establecimiento en un área, procesos que, siguiendo a Baker (1950), constituyen una cadena, en que la falla de uno solo de sus eslabones determina la debilidad de todo el sistema. Los procesos que constituyen los eslabones completos de esta cadena son:

- Abastecimiento adecuado de semillas.
- Diseminación homogénea sobre el área.
- Conservación de la mayor parte de la semilla viable, en buenas condiciones de sanidad, antes de la germinación.
- Germinación rápida y abundante de las semillas.
- Establecimiento exitoso de las plantas.
- Sobrevivencia de las plantas jóvenes hasta que se inicia la competencia con otras especies.

Si se logra en conjunto con todos estos procesos una selección correcta de las especies o mezcla de especies que se desea, se habrá logrado el éxito por lo menos en un alto porcentaje de todo el proceso silvicultural.

La importancia de estos efectos en la Silvicultura es suficiente como para desarrollar por lo menos un capítulo bajo el título de "Ecología de la Regeneración". Además, su conocimiento es fundamental para el análisis e interpretación correctos de la dinámica regenerativa de los bosques.

2. Aspectos ecológicos de la floración, fructificación y producción de semillas

El primer eslabón de la cadena es el abastecimiento adecuado de las semillas de las especies deseadas. Es decir, lo que se quiere es obtener una alta producción de semillas, porque la semilla es el principal medio de reproducción de la mayor parte de los árboles. La vida de una semilla se inicia con los primeros esbozos de la floración y continúa con los procesos de desarrollo, maduración, dispersión, latencia y germinación. El conocimiento de estos procesos es básico para obtener éxito en la regeneración natural o artificial de un área.

El ciclo de vida de una planta de semillas se divide en dos fases generales, una vegetativa y una reproductiva, que corresponden a un ciclo asexual y otro sexual. En la primera parte de su vida, que se inicia como plántula, la plántula es vegetativa, fase en que el tallo y raíces crecen en altura y en diámetro. Una vez que ha adquirido un tamaño o edad suficiente según la especie, adquiere la capacidad de florecer, momento en el cual termina la fase vegetativa y se inicia la fase reproductiva o sexual.

La fase vegetativa o asexual de la planta corresponde a su período de vida juvenil. La duración de este período es, en general, más prolongada en los árboles que en las demás especies vegetales, pero es enormemente variable entre ellos y aun, entre especies del mismo género, como ocurre con el género Pinus (Krugman *et al.*, 1974). Entre los individuos de una misma especie también se puede producir gran variación en la duración del período juvenil o edad de iniciación de la floración, la que depende de la edad de la planta interactuando con las influencias medioambientales; árboles aislados, por ejemplo, así como aquellos ubicados en los bordes de los rodales o en avenidas, florecen a edades más tempranas que aquellos árboles que crecen en bosques o rodales más o menos densos; ello se debe a que los primeros reciben plena iluminación en sus copas. En el extremo opuesto, los árboles suprimidos que se mantienen vivos en el interior del bosque, pueden permanecer cien años o más sin producir flores y semillas. Lo mismo ocurre con individuos de una misma especie que crecen en exposiciones norte y en las áreas septentrionales o en áreas bajas de su rango de distribución, que son más cálidas o más iluminadas que las exposiciones y las áreas polares y de mayor altitud de sus rangos de distribución (Baker, 1950; Krugman *et al.*, 1974).

Entre las especies, las diferencias en la edad de floración pueden ser enormes. Algunas especies florecen y producen frutos o semillas a edades muy tempranas, otras a edades intermedias y algunas a edades muy avanzadas (Tabla 5.1). La producción de flores y frutos aumenta gradualmente con la edad hasta que llega un período de declinación que coincide con la sobremadurez o senilidad del individuo.

Las gimnospermas, entre las que se encuentran las coníferas, carecen de flores propiamente tales y poseen en cambio los llamados conos o estróbilos femeninos y masculinos; los primeros carecen de un ovario y los óvulos van desnudos sobre las escamas fértiles o carpelares. Las angiospermas, en cambio, poseen óvulos encerrados en un ovario formado por los carpelos y desarrollan flores verdaderas que pueden incluir a ambos sexos en ellas (hermafroditas) o pueden ser unisexuales. Estas últimas pueden encontrarse como flores masculinas y femeninas en el mismo individuo y se conocen como plantas monoicas, o en individuos separados, es decir, en árboles macho y árboles hembra, especies que se conocen como dioicas (Tabla 5.2). Las coníferas son siempre unisexuales y generalmente las flores masculinas se desarrollan a edades más tempranas que las femeninas, lo que constituye una adaptación para favorecer la polinización cruzada; el fenómeno es también común en las especies unisexuales de las angiospermas. Sin embargo, las coníferas, especialmente los

Tabla 5.1. – Edades aproximadas de inicio de abundante floración y producción de semillas en algunas especies forestales de interés.

Especies muy tempranas (< 10 años)	Especies tempranas (10-20 años)	Especies intermedias (20-40 años)	Especies tardías (40-60 años)
	CONÍFERAS		
Pinus contorta *Pinus sabiniana*	*Pinus radiata* *Cupressus spp.*	*Pseudotsuga menziessi* *Fitzroya cupressoides* *Podocarpus saligna* *Saxegothaea conspicua*	*Pinus ponderosa* *Abies spp.* *Picea spp.* *Araucaria araucana*
	ANGIOSPERMAS		
Gevuina avellana *Embothrium coccineum* *Lomatia ferruginea* *Drimys winteri*	*Salix spp.* *Populus spp.* *Betula spp.* *Alnus spp.* *Acer spp.* *Nothofagus obliqua* *Maytenus boaria* *Weinmannia trichosperma* *Quillaja saponaria* *Lithraea caustica* *Schinus spp.*	*Acer spp.* *Castanea spp.* *Nothofagus spp.* *Laurelia spp.* *Persea lingue* *Eucryphia cordifolia* *Aextoxicon punctatum* *Cryptocarya alba*	*Fagus sylvatica* *Quercus spp.*

Fuente: Información tomada de variadas fuentes y de Daniel *et al.*, 1982.

pinos, producen con mayor frecuencia que las angiospermas semillas derivadas de autopolinización, lo que es también una adaptación para la sobrevivencia frente al aislamiento originado por fenómenos catastróficos (Spurr y Barnes, 1980).

Ciclos reproductivos. El ciclo de vida reproductivo o sexual comienza con la iniciación de la floración, que consiste en un cambio fisiológico interno que se traduce en que algunos de los puntos de crecimiento del tallo se desarrollan en flores en lugar de permanecer como puntos de crecimiento vegetativo (Hartmann y Kester, 1975). La inducción de la floración es determinada por factores medioambientales variables según las especies, como un cierto período de frío o vernalización previo, o cierto número de días más largos o más cortos.

Tabla 5.2. – Tipos de distribución de los sexos en las flores de algunas especies forestales de interés.

Especies monoicas	Especies dioicas	Especies poligámicas	Especies polígamo-dioicas o monoicas
Angiospermas Nothofagus spp Laurelia spp Quercus spp Fagus spp Betula spp Alnus spp *Coníferas* Austrocedrus chilensis Pilgerodendron uviferum Saxegothaea conspicua Prumnopytis andina Pináceas Sequoia sempervirens Pseudotsuga menziessi Chamaecyparis spp Thuja spp	*Angiospermas* Peumus boldus Maytenus boaria Aextoxicon punctatum Kageneckia spp Aristotelia chilensis Lithraea caustica Schinus spp *Coníferas* Austrocedrus chilensis Podocarpus saligna Podocarpus nubigena Fitzroya cupressoides Araucaria araucana	*Angiospermas* Proteáceas Drimys winteri Lauráceas Gomortega keule Cunoniáceas Quillaja saponaria Mirtáceas Eucryphiáceas Leguminosas Dasyphyllum diacanthoides Citronella mucronata	*Polígamo-dioicas* Fraxinus spp *Polígamo-monoicas* Celtis spp Aesculus spp *Diferentes tipos* Acer spp

Fuente: Elaborado por el autor sobre la base de diversas fuentes.

Métodos que producen cierto daño a los árboles, como el anillado, la poda de ramas o de raíces u otros, inducen también la floración en muchas plantas leñosas. El momento en que se desarrollan los primordios foliares, es decir, cuando se inicia la floración, varía de un año a otro y depende de las especies. En general, los primordios se inician meses o un año antes que las yemas se hayan desarrollado totalmente y que se inicie la floración (Krugman *et al.*, 1974).

El ciclo reproductivo comprende una secuencia de eventos entre la iniciación o formación de los primordios y la caída de las semillas maduras desde el fruto o cono. Esta secuencia varía entre las especies (Tabla 5.3).

En gran parte de las especies del género *Pinus* la iniciación de las yemas se produce entre primavera y verano del año o año anterior a la floración; 8 a 10 meses después, es decir, en la primavera del año 2, aparecen los estróbilos o conos masculinos y femeninos en forma separada, los que inician su desarrollo. A fines de primavera las escamas de los conos

Tabla 5.3. – Período que dura el ciclo de vida reproductivo en diferentes géneros o especies forestales de interés.

1 año	2 años	3 años
Coníferas	*Coníferas*	*Coníferas*
Pseudotsuga Abies, Picea Larix Sequoia sempervirens Austrocedrus chilensis Fitzroya cupressoides Pilgerodendron uviferum	Sequoiadendron giganteum Chamaecyparis Araucaria araucana Pinus spp (mayoría)	Gran parte de Pinus.
Latifoliadas	*Latifoliadas*	
Casi todas. Por ejemplo, gran parte de Quercus y Nothofagus	Gran parte de los Quercus Eucryphia cordifolia Gevuina avellana	

Fuente: Daniel *et al.* y conocimientos del autor.

femeninos se abren y se produce la polinización; este período puede ser más o menos corto (7 a 10 días). El grano de polen inicia su germinación pero el desarrollo del tubo polínico se detiene en el otoño y las escamas de los conos femeninos quedan cerradas. En la primavera del año siguiente, año 3, se reinicia el crecimiento del cono femenino y del tubo polínico y se realiza la fecundación. Luego el cono continúa su desarrollo y se forman las semillas que maduran y caen previa abertura de las escamas a fines de verano y principios de otoño (Figura 5.1).

En *Pseudotsuga menziessi* las yemas inician su aparición en las axilas de las hojas durante la primavera del año 1 confundiéndose las yemas florales con las vegetativas, de las que se diferencian con claridad sólo durante las 10 semanas siguientes, es decir, al final de la primavera o principios del verano. Durante la primavera del año siguiente, año 2, los conos se hacen visibles, se abren las escamas y se produce la polinización. La fecundación se produce dos semanas después y luego el cono crece junto con las semillas durante el resto de la primavera y el verano y las semillas maduran y caen a fines de verano o principios de otoño (Figura 5.2).

En las angiospermas, o latifoliadas en términos forestales, se encuentran también muchas variaciones en lo que se refiere a la floración y ciclo reproductivo. En general, los árboles florecen una vez al año, pero en algunas especies pueden hacerlo varias veces, como ocurre en las especies tropicales y en algunos individuos de *Drimys winteri.* En la mayor parte de las especies el ciclo reproductivo dura sólo un período (Figura 5.3), generalmente desde primavera a otoño, pero en otras los frutos inmaduros quedan en el árbol hasta el año siguiente, madurando entonces las semillas, que caen en verano (Figura 5.4).

En algunas latifoliadas monoicas las flores femeninas brotan antes, y en otras despùés, que las masculinas, evitando con ello el autocruzamiento o autofecundación. Existen otras innumerables adaptaciones para favorecer la polinización cruzada o evitar el autocruzamiento (véase Capítulo I).

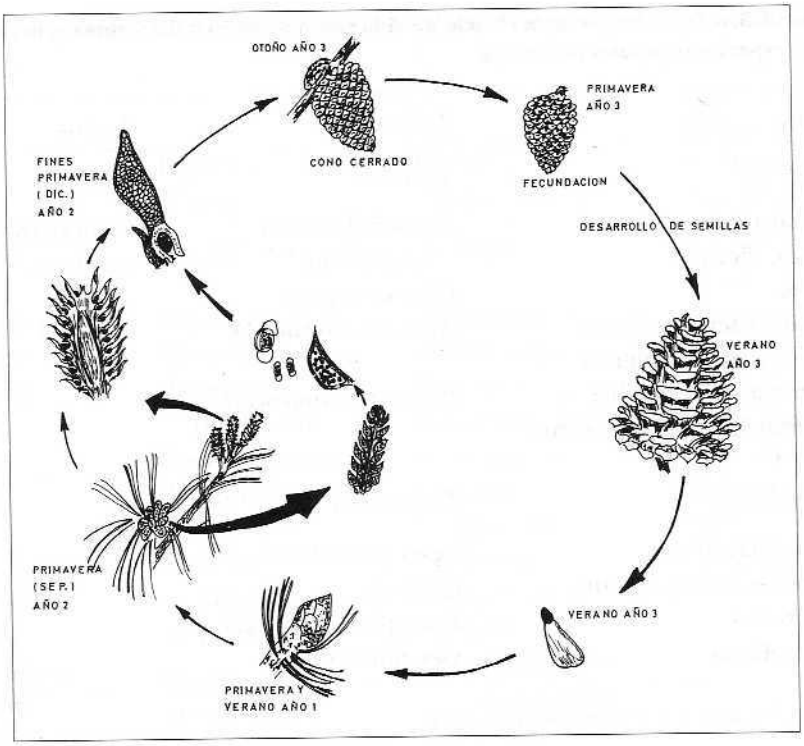

OTOÑO AÑO 3
CONO CERRADO
PRIMAVERA
AÑO 3
FECUNDACION
DESARROLLO DE SEMILLAS
VERANO
AÑO 3
VERANO AÑO 3
PRIMAVERA Y
VERANO AÑO 1
PRIMAVERA
(SEP.)
AÑO 2
FINES
PRIMAVERA
(DIC.)
AÑO 2

Figura 5.1 – *Ciclo de vida de* Pinus radiata *y gran parte de las especies de* Pinus *(Mc. Bride, et al., 1975)*

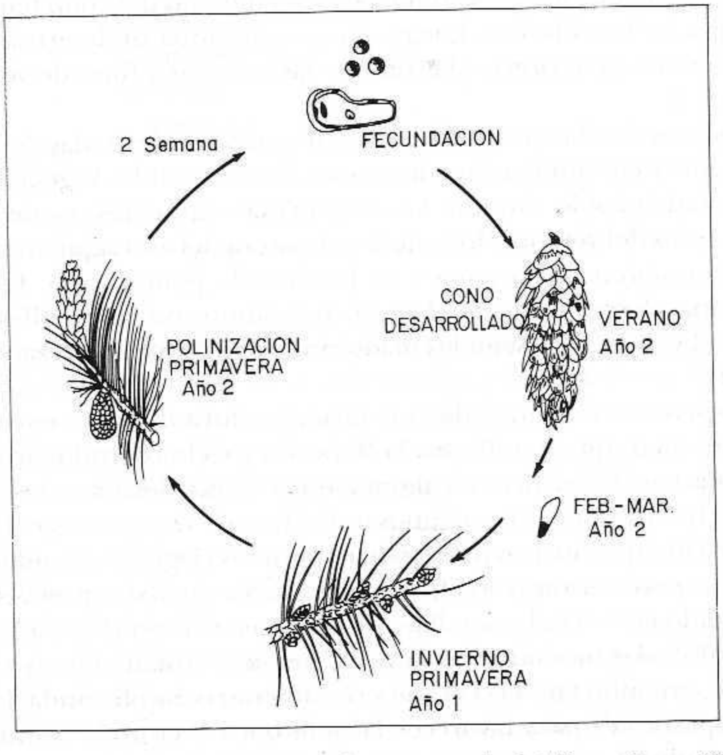

FECUNDACION
CONO
DESARROLLADO
VERANO
Año 2
FEB.-MAR.
Año 2
INVIERNO
PRIMAVERA
Año 1
POLINIZACION
PRIMAVERA
Año 2
2 Semana

Figura 5.2 – *Ciclo de vida de* Pseudotsuga menziessi *(Allens y Owens, 1972)*

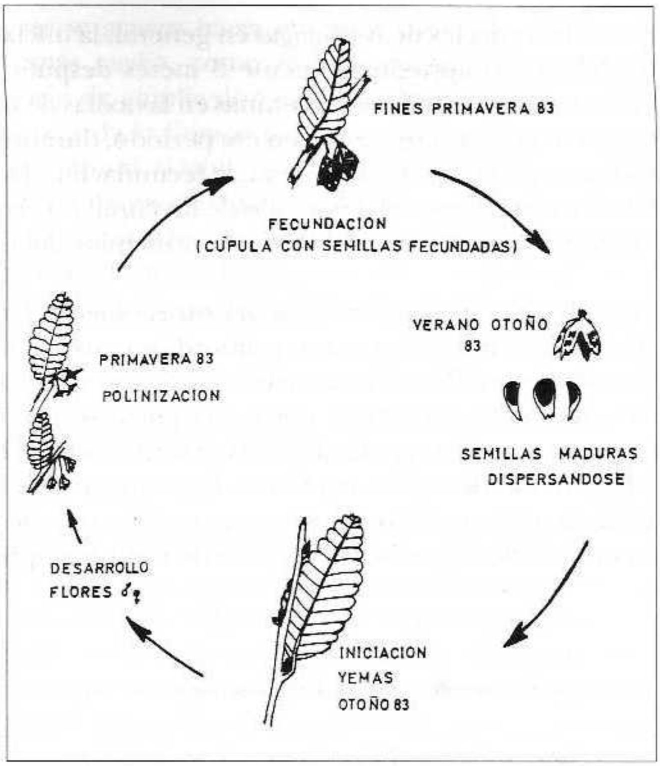

FINES PRIMAVERA 83
FECUNDACION
(CUPULA CON SEMILLAS FECUNDADAS)
VERANO OTOÑO 83
SEMILLAS MADURAS DISPERSANDOSE
INICIACION YEMAS OTOÑO 83
DESARROLLO FLORES ♂♀
PRIMAVERA 83
POLINIZACION

Figura 5.3 – *Ciclo de vida de las especies de* Nothofagus, *representadas por* Nothofagus alpina *(Donoso et al., 1991)*

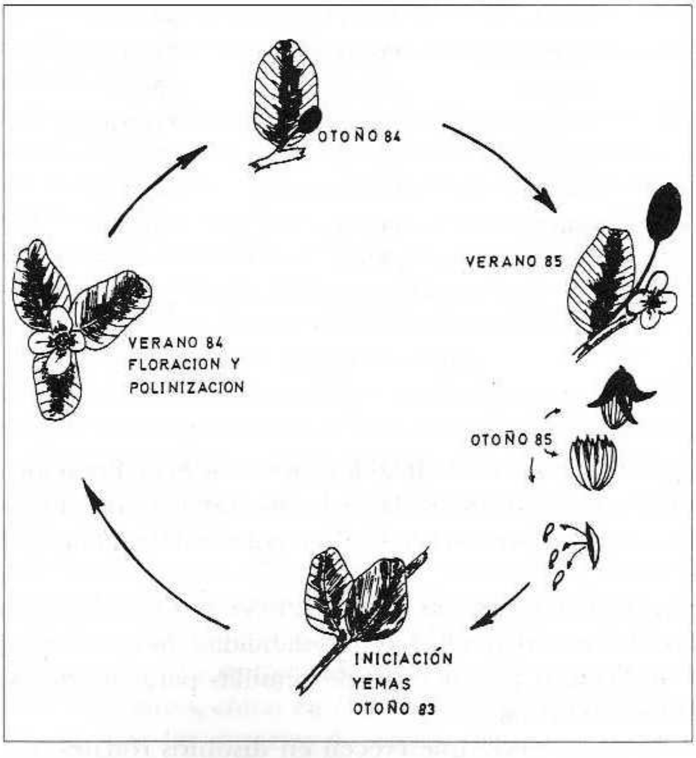

OTOÑO 84
VERANO 85
OTOÑO 85
INICIACIÓN YEMAS OTOÑO 83
VERANO 84 FLORACION Y POLINIZACION

Figura 5.4 – *Ciclo de vida o reproductivo de* Eucryphia cordifolia *(Donoso et al., 1993)*

En *Nothofagus alpina* y en las especies de *Nothofagus* en general, la iniciación de las yemas se produce en el otoño del año 1; aproximadamente 3 meses después surgen las flores masculinas primero y una semana más tarde las femeninas en las axilas de las hojas, más atrás de las masculinas, en la ramilla que está creciendo; en ese período, durante la primavera del año 1 se produce la polinización y a fines de primavera, la fecundación. Durante el resto de la primavera y resto del verano tiene lugar el desarrollo de las cúpulas y frutos y semillas, las que una vez maduras son dispersadas a fines del verano y principios del otoño; es decir, el proceso dura un año.

En *Eucryphia cordifolia*, así como en *Gevuina avellana* y otras especies latifoliadas, el ciclo de vida dura dos años. La iniciación de las yemas o primordios ocurre en el otoño del año 1; aproximadamente 10 meses después, en el verano del año 2 se produce la floración (flores hermafroditas o poligámicas) y la polinización, efectuada por insectos. El desarrollo del fruto formado se detiene pronto en el otoño del año 2 y vuelve a reactivarse en el verano del mismo año, junto con la aparición de las nuevas flores. Las semillas maduran y el fruto se abre y las disemina en el otoño del año 3, con lo que se completa un ciclo de dos años.

La fenología del proceso o ciclo reproductivo de los cuatro tipos explicados se muestra en Tabla 5.4.

Tabla 5.4. – Etapas en el ciclo reproductivo de diferentes tipos de especies.

Etapa	*Pinus radiata*	*Pseudotsuga menziessi*	*Nothofagus spp*	*Eucryphia cordifolia*
Iniciación de la yema	Otoño año 1	Otoño año 1	Otoño año 1	Otoño año 1
Polinización	Primavera año 2	Primavera año 1	Primavera año 1	Verano año 2
Fecundación	Primavera año 3	Primavera año 1	Primavera año 1	Verano año 2
Maduración y caída de la semilla	Otoño año 3	Verano-Otoño año 2	Otoño año 2	Verano año 3
Total ciclo	3 años	2 años	1 año	2 años

Fuente: Daniel, *et al.*, 1982.

Puede haber considerable variación en las fechas y edades de floración de los individuos de una especie que crecen en el mismo rodal, así como también es muy variable el período que dura la floración, tanto en flores hermafroditas como en flores masculinas y femeninas (Daniel *et al.*, 1982).

La variabilidad en estas características es producto en parte de los factores del microhábitat y en parte de determinación genética o heredabilidad, lo que tiene gran importancia para la selección de individuos productores de semillas para huertos semilleros o para aplicación de métodos silviculturales.

Entre individuos de una especie que crecen en distintos rodales, también se observa variación debida generalmente a diferencias de latitud y altitud. A medida que la distribución de una especie se acerca hacia el sur, o hacia el polo, la formación de yemas y la floración se hace más tardía, como se comprueba fácilmente en *Maytenus boaria*, y las especies de *Nothofagus* de amplia distribución. Del mismo modo, a medida que aumenta la altitud también se retarda la floración, retraso que en el hemisferio norte es de cinco días por cada 300 m de altitud (Daniel *et al.*, 1981). Este retraso se aprecia con claridad en *Nothofagus obliqua* en trabajos efectuados para otros objetivos (Donoso, 1979 a y b).

Para profundizar en todo lo que dice relación con los temas de floración de las especies leñosas se recomienda la lectura de Krugman *et al.* (1974) y en lo que respecta a polinización específicamente, el trabajo ya citado de Whitehead (1969) y el texto de Weaver y Clements (1950).

3. Fructificación, producción de semillas y periodicidad

Obtenida una abundante floración se puede suponer que seguirá a ella una abundante semillación. Sin embargo, para que ello ocurra debe completarse adecuadamente el ciclo reproductivo a que se ha hecho referencia, es decir, debe producirse una buena polinización y fertilización y posterior fructificación o desarrollo del fruto, procesos que podrán estar fuertemente afectados por los factores del clima y del medio ambiente en general.

La fructificación es el proceso de desarrollo del fruto y de las semillas que tiene lugar a partir de la flor femenina, o de los óvulos, fecundados. Este proceso se encuentra bien descrito en Krugman *et al.* (1974) y en Hartmann y Kester (1975).

La producción de conos o frutos de un árbol o genotipo individual, así como de los componentes del rodal en conjunto depende de las características de la planta y de los factores medioambientales. Entre las características de la planta está naturalmente la edad, de la cual ya se ha hecho referencia anteriormente en este capítulo y, por otra parte, el desarrollo y vigor de las copas.

Por otro lado, es evidente en cualquier revisión de la producción de semillas en un rodal o en una población de una especie, que se encuentran individuos buenos productores de semillas frente a otros malos o nulos de la misma edad y de similares apariencias.

En el interior del rodal, los árboles dominantes y con copas bien desarrolladas de una especie en particular están normalmente bien expuestos a la luz y son por ello mejores productores de semillas que otros de la misma edad pero de menor desarrollo o vigor. Este hecho se verifica con nitidez en los árboles aislados de una especie si se comparan con individuos de la misma edad que crecen en el bosque.

Los factores medioambientales que influyen en la reproducción de semillas son aquellos relacionados con el clima, en especial la luz, la temperatura, la humedad, las precipitaciones y los vientos; los relacionados con el suelo, en particular con la fertilidad o nutrientes del suelo; y finalmente los factores bióticos, es decir, los insectos, los animales y las enfermedades derivadas de hongos y bacterias.

Pero, además de la edad, vigor, dominancia y exposición a la luz de las copas, hay que tomar en cuenta otros factores también relacionados con la luz que reciben las copas; estos factores son la tolerancia de las especies y la posición en que se producen las semillas dentro de la copa de cada especie. Es evidente que las especies intolerantes podrán producir semillas sólo en los dominantes, como en *Pinus ponderosa* y *Pinus lambertiana* en el ejemplo de Tabla 5.5, en tanto que las especies de mayor tolerancia serán capaces de producir semillas e individuos codominantes, intermedios, e incluso algunos suprimidos (Tabla 5.5).

Tabla 5.5. – Producción de conos en porcentaje según clases de copas (o posición del árbol en el dosel) (Tomado de Daniel *et al.*, 1982).

Especie	Dominante	Codominante	Intermedio	Suprimido
Pinus ponderosa	99,03	0,92	0,05	
Pinus lambertiana	98,46	1,51	0,03	
Abies concoloar	87,56	11,81	0,63	
Picea sp	44,4	39,1	16,3	0,2
Pinus monticola	54,3	44,5	1,2	0,0
Pinus contorta	55,0	29,3	10,5	5,3

Fuente: Daniel, *et al.* (1982).

Algunas especies producen sus conos o frutos sólo en la punta o parte superior de las copas, cuando crecen en el bosque, y algunas tolerantes producen en toda la copa (Daniel *et al.*, 1982).

De las especies nativas no se tienen antecedentes cuantitativos evaluados en este punto, pero la observación en el bosque permite verificar que las intolerantes o semiintolerantes como los *Nothofagus, Weinmannia trichosperma* y *Eucryphia cordifolia* y en bosques nuevos algunas tolerantes, como *Laurelia philippiana*, producen semillas en la parte alta de las copas de los dominantes o codominantes, mientras que especies como *Aextoxicon punctatum, Persea lingue* y las *Podocarpáceas* portan semillas en ramas más bajas en el bosque, aun cuando la mayor parte se encuentra en los sectores altos o iluminados. *Fitzroya cupressoides* lleva sus semillas en las partes altas de la copa en bosques densos; en rodales abiertos el efecto de la luminosidad hace que los frutos se encuentren en los costados del árbol, más abiertos y expuestos a la luz y, generalmente, en el lado expuesto hacia el norte.

En relación con la iluminación de las copas, para aumentar la producción de semillas se utiliza dar más espaciamiento a través de raleos a los árboles para lograrlo. El espaciamiento requerido es importante para el diseño de huertos semilleros con una especie determinada y para determinar el número de árboles semilleros a dejar para regenerar mediante ellos un área talada. Para esto último es importante también conocer la cantidad de semilla que producen los árboles de un diámetro determinado, de modo que con ese dato se pueda determinar el número de semillas que se deben dejar para abastecer y regenerar una hectárea.

La temperatura es otro factor muy importante en la producción de frutos. Para que se logre una alta producción, la floración debe producirse después de la última helada y los frutos y semillas deben madurar antes de que se inicien las bajas temperaturas invernales, a no ser que el fruto permanezca latente, sin completar su desarrollo durante el invierno, como ocurre con *Eucryphia cordifolia* y *Gevuina avellana*. Las temperaturas congelantes en primavera pueden causar mortalidad de flores o frutos y disminuir la producción o impedir la maduración o desarrollo del embrión, con lo que la semilla no será capaz de germinar. Las temperaturas muy altas, por otro lado, también pueden matar flores y frutos, o bien detener el proceso de maduración y producir aborto de flores y frutos (Krugman, 1974).

Las lluvias muy frecuentes y prolongadas durante el período de polinización y desarrollo de la flor obstaculizan esos procesos y provocan abortos de flores, frutos o semillas. Por otra parte, la sequedad en ese período y en el de fructificación puede también provocar abortos y caídas prematuras de los frutos antes de que las semillas estén maduras. Otro factor del clima que tiene efectos importantes en estos procesos es el viento fuerte, que puede destruir o derribar flores y frutos en cualquier momento. También el granizo puede destruir mecánicamente flores y frutos, disminuyendo su producción final (Krugman, 1974).

Todo lo relacionado con la floración es un problema fisiológico muy complejo, aún no claramente definido y cuyo análisis en profundidad no compete a los objetivos de este texto. En general, la literatura señala que la floración depende en gran medida del nivel de hidratos de carbono y de nitrógeno y de la actividad de hormonas en la planta. Aunque no se conoce con claridad la explicación fisiológica, sí se conocen muchas experiencias que muestran que la aplicación de fertilizantes nitrogenados eleva la producción de semillas y puede inducir la floración precoz. Aunque no se tiene claridad científica respecto del problema, se sabe con cierta certeza que para aumentar la producción de semillas es mejor aplicar el nitrógeno en forma de nitratos que en forma amoniacal (Daniel *et al.*, 1982). El efecto de la fertilización con nitratos aplicada en el momento de la diferenciación de las yemas reduce la latencia y el aborto de ellas, aumentando, por consiguiente la proporción de yemas que van a producir semillas viables. Es decir, son de fundamental importancia la forma y el momento de aplicación de los fertilizantes para lograr una buena producción de semillas (Daniel *et al.* 1982).

Los efectos de la fertilización en la producción de conos se aprecian en la Figura 5.5.

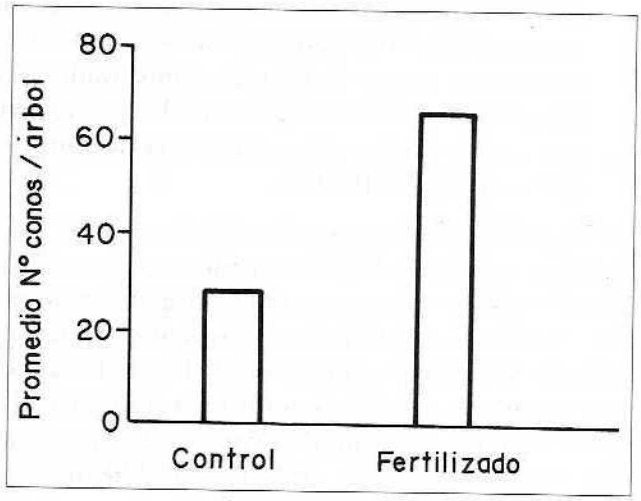


Figura 5.5 – *Influencia de la fertilización con Nitrógeno en la producción de conos de* Pinus lambertiana *(Apuntes J. Mc Bride, Berkeley)*

Se señaló con anterioridad que algunos individuos dentro de una especie son nulos o malos productores de semillas, aun cuando las condiciones de edad, de vigor y medioambientales sean las adecuadas para una buena producción. Ello es así porque la capacidad de floración es un carácter altamente heredable, de modo que ése es un elemento muy importante a considerar en cualquier ensayo sobre fertilización u otro que se haga en función de producción de flores, frutos y semillas. El éxito o la falla del experimento puede deberse al genotipo y no al tratamiento aplicado (Daniel *et al.*, 1982).

Lo indicado en relación con la fertilización con nitrógeno se contrapone en gran medida con la teoría sustentada desde 1910 por Klebs que dice que la floración y su periodicidad, tema este último que se tratará más adelante en este capítulo, están determinados por la proporción relativa de carbono y nitrógeno en la planta, o cuociente carbono-nitrógeno existente en ella (Baker 1950; Daniel *et al.*, 1982). Esta teoría se sustentó en la observación que los árboles frutales muy fertilizados tienen gran crecimiento vegetativo y muy poca producción de frutos. Concretamente, la teoría señala lo siguiente:

— Cuando el nitrógeno o los carbohidratos están en muy baja cantidad a disposición de la planta, ésta está desnutrida, y por lo tanto no produce frutos.

— Si los niveles de ambos elementos son normalmente altos, una mayor proporción de carbohidratos respecto del nitrógeno produce alta fructificación.

— Si ocurre al revés, es decir, hay exceso de nitrógeno respecto de carbono, la fructificación es pobre y se produce un fuerte crecimiento vegetativo.

Las experiencias señaladas más arriba respecto de la fertilización, así como otras más, parecen refutar esta teoría. Sin embargo, ella permite dar una explicación a características observadas en cuanto a la producción de semillas en los árboles, como las siguientes:

— La producción es más temprana y más abundante en sitios en que la fotosíntesis y la acumulación de carbohidratos se ven favorecidos, como son en general las áreas más iluminadas y cálidas, y en particular las exposiciones norte y los rangos norte de las áreas de distribución de las especies.

— La producción es más temprana en sitios con deficiencia de humedad o nutrientes, donde se supone que hay limitación en la absorción de nitrógeno.

— Las mejores cosechas de semillas consumen muchos carbohidratos y se necesitaría un período específico para acumular reservas agotadas antes de que se pueda formar la cosecha siguiente. Ello explicaría la periodicidad en algunas especies. Fielding (1966) estimó que los carbohidratos consumidos por *Pinus radiata* en Australia, durante el período de producción de semillas corresponde al 16% de la producción anual de la fotosíntesis, lo que representa una disminución de 2,3 m^3 de madera por hectárea en una rotación de 40 años.

Si se producen daños en los árboles, en las raíces o en la corteza, como ocurre con el "anillamiento", cinchado o capadura de los troncos, se induce a un aumento de la floración, práctica que se relaciona con la teoría del carbono-nitrógeno, porque el daño restringirá el transporte de carbohidratos a través del floema desde el follaje hacia las raíces y el transporte del agua y nutrientes a través del xilema desde las raíces. Existe controversia en cuanto a si este fenómeno es consecuencia o no de la mayor proporción de carbohidratos, pero el hecho es que el fenómeno ocurre y es general para los árboles. En todo caso, para que el efecto sea positivo debe aplicarse antes de que se produzca la diferenciación de los primordios florales o de que se inicie la brotación de las yemas vegetativas. Si el anillamiento es posterior, el efecto es negativo, la respuesta puede ocurrir al año siguiente, o dos años después, lo que varía para las especies.

La producción de frutos y semillas, en general, mejora en los árboles a medida que mejora la calidad total del sitio, lo que ha sido demostrado para *Pinus sylvestris* en tres calidades de sitio en Finlandia (Sarvas, 1962).

En definitiva, se conocen fenómenos y hechos concretos en relación con este tema, pero la explicación científica no está aclarada aún.

Entre los factores bióticos que reducen la producción de frutos y semillas de los árboles, los insectos son probablemente los más importantes. Ellos pueden producir daños desde la etapa de yemas hasta la de semillas. Parece ser que los daños más importantes en las coníferas se producen en los conos y semillas (Krugman *et al.*, 1974), pero en las latifoliadas, además, es común el daño en las yemas florales y en las flores. Los daños por insectos son

Tabla 5.6. – Porcentaje de viabilidad en relación con la cantidad de producción de semillas (años buenos y malos) en algunas especies forestales de Chile, en distintos tipos forestales.

	Año de alta producción		Año de baja producción	
Especie	Total Ha/año	% viabilidad	Total Ha/año	% viabilidad
Nothofagus dombeyi (1)	168.640.000	22	8.800.000	3
Nothofagus dombeyi (1)	93.220.000	10	22.111.000	1
Nothofagus alpina (1)	20.590.000	7	860.000	2
Nothofagus alpina (1)	15.340.000	14	170.000	0
Nothofagus dombeyi (2)	63.020.833	25	862.500	12
Saxegothaea conspicua (1)	20.740.000	91	490.000	31
Saxegothaea conspicua (1)	11.030.000	92	210.000	14
Laurelia philippiana (2)	21.229.167	15	2.520.833	10
Nothofagus pumilio (3)	1.434.800	58	230.000	19
Nothofagus nitida (4)	2.065.574	5	159.369	0
Laurelia philippiana (5)	15.828.760	17	4.258.528	6
Drimys winteri (5)	2.957.503	73	201.635	55

(1) Burschel *et al.*, 1976; (2) Becker, 1981; (3) Mascareño, 1987; (4) Donoso, 1990b; (5) Donoso (en preparación).

más intensos y notorios en los años de baja producción de semillas, llegando en algunos casos a destruir la producción total de un área o rodal. Ello se debe, frecuentemente, al aumento de la población de insectos el año anterior, debido a una coincidencia con una alta producción de semillas que significó abundante alimento; al año siguiente esa gran población produce enorme daño sobre una baja cantidad de semillas. Esta relación se ha observado con mucha claridad en las especies de *Nothofagus sudamericanos*, como en *Nothofagus dombeyi* (Burschel *et al.*, 1976; Becker, 1981), *Nothofagus pumilio* (Mascareño, 1987), *Nothofagus alpina* (Burschel *et al.*, 1976), *Nothofagus nitida* (Donoso, 1992), así como en los neozelandeses (Wardle 1970, 1984) (Tabla 5.6).

De acuerdo con Stark (1960), los grupos de insectos que mayor daño producen a las semillas son, en el mismo orden: *Lepidoptera* (mariposas o polillas), *Diptera* (moscas), *Coleop-*

tera (escarabajos), *Hymenoptera* (avispas), *Hemiptera* (chinches) y *Thysanoptera* (trips). Muchos tipos de frutos o semillas de especies forestales son atacados por insectos, principalmente en el estado larval, etapa en que el insecto se alimenta de la semilla, del fruto o del cono. Generalmente los huevos son depositados antes que los frutos maduren y luego la larva crece alimentándose del endosperma y del embrión, generalmente destruyéndolos y dejando no viable a la semilla. Escarabajos son comunes atacantes de conos de las coníferas. Especies de *Curculionidae* atacan a frutos de varias especies latifoliadas de frutos grandes, como *Quercus spp* (Krugman *et al.*, 1974) y a frutos de leguminosas, como a *Acacia caven* y *Prosopis spp* (Stoehr, 1969). Las especies de *Nothofagus*, en especial *Nothofagus alpina, Nothofagus obliqua, Nothofagus glauca* y el híbrido *Nothofagus leoni*, son atacados, en algunos años masivamente, por microlepidópteros del género *Perzelia* (Cruz, 1981; Carrillo y Cerda, 1987). Cruz (1981) informa sobre ataques superiores al 60% del total de semillas para poblaciones de *Nothofagus alpina* en Valdivia. La larva que ataca a un fruto generalmente perfora las valvas de la cápsula y los tres frutos o nueces, disminuyendo enormemente el potencial regenerativo de las especies.

La producción de semillas varía año a año en casi todas las especies. En la mayor parte de las especies se observa la ocurrencia de ciclos más o menos regulares en que se presentan años de buena producción que alternan con años de baja o, a veces, nula producción. Este fenómeno se llama periodicidad y es característico de cada especie. Un caso extremo en cuanto a su ciclo de producción de semillas es el del bambú del sur de Asia, que florece aproximadamente cada 33 años. Las bambúceas chilenas, en especial *Chusquea quila*, tienen ciclos de más o menos 7 años, pero la especie produce semillas y se seca. En el otro extremo hay especies que florecen y producen semillas todos los años, con una pequeña fluctuación.

Daniel *et al.* (1982) agrupan a las especies forestales en cuatro categorías según su periodicidad: un primer grupo que produce semillas anualmente, como los géneros *Salix, Betula, Populus, Pinus radiata, Pinus contorta, Sequoia sempervirens*; un segundo grupo que produce semillas abundantemente cada dos o tres años; un tercer grupo, cada 3 a 5 años; y un cuarto cada 3 a 10 años, en el cual se encuentran *Pinus ponderosa* y *Pseudotsuga menziessi*. Se aclara, sin embargo, que en cada grupo hay producción menor en los años intermedios.

Para obtener una información adecuada sobre la periodicidad de una especie se requieren experiencias de varios años, particularmente para aquellos casos en que no se aprecian tendencias muy claras o definidas. En Europa existen registros de más de 30 años; en California, de 35 años para varias especies, entre ellas *Abies alba, Pinus ponderosa* y *Pinus lambertiana*; y en Oregon y Washington de 48 años para *Pseudotsuga menziessi* (Daniel *et al.* 1980).

Para las especies forestales de Chile se tienen registros de cuatro años en bosques del tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa en la Cordillera de los Andes de Valdivia (Burschel *et al.*, 1976); desde 1977 a 1986, pero con un vacío de información en los años 1980, 1982 y 1983, en el tipo forestal Lenga en Coyhaique (Mascareño, 1987). En los tipos forestales Alerce y Siempreverde de la Cordillera de la Costa de Valdivia se tienen registros de 8 años (1982 hasta 1990) que se espera continuar (Donoso, 1992; Donoso en preparación). También se tienen instalaciones con un registro incompleto de cuatro años en el tipo forestal Siempreverde de la Cordillera de los Andes, en el tipo forestal Alerce de la Cordillera de los Andes (1 año de registro) y en renovales de *Drimys winteri* en la Cordillera de los Andes de Llanquihue (2 y 1 año de registro, respectivamente). En un bosque remanente original del tipo forestal Roble-Raulí-Coigüe (Donoso, 1981b), se obtuvo un registro de cuatro años para algunas especies (Murúa y González, 1985).

En los bosques de Alerce de la Cordillera de la Costa de Valdivia se muestra un registro

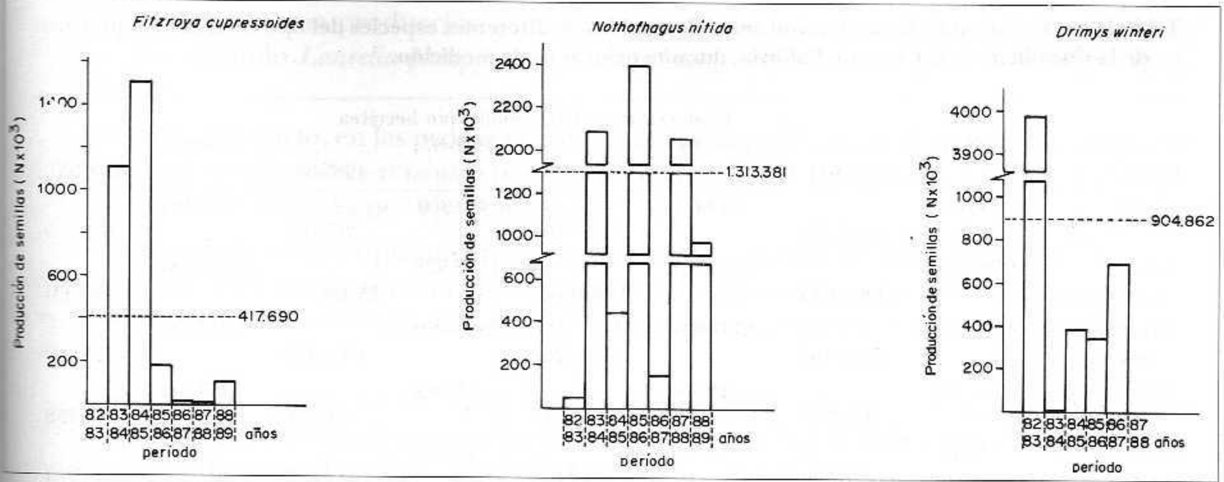


Figura 5.6 – *Periodicidad de la producción de semillas de tres especies del tipo forestal Alerce costero, evaluados en un registro de 7 años (Donoso, 1993)*

de la variación anual de las especies *Fitzroya cupressoides, Nothofagus nitida* y *Drimys winteri* (Figura 5.6). Se verifica en ese registro que para *Fitzroya cupressoides* y *Drimys winteri* no es posible aun apreciar con claridad algún ciclo en la producción de semillas, verificándose sí que se producen años aparentemente muy buenos y otros de producción nula. Para *Nothofagus nitida*, en cambio, se observa un ritmo o ciclo claro, caracterizado por una alternancia de un año de alta y uno de baja producción, ritmo que parece ser ontogénico porque no muestra relación con las variaciones climáticas de precipitación y temperatura (Donoso, 1992). La información para *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus alpina* obtenida por Burschel *et al.* (1976) parece confirmar la tendencia del género *Nothofagus* en la región, a una producción de tipo bianual (Tabla 5.7).

Tabla 5.7. – Producción de semillas de *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus alpina* durante cuatro años consecutivos en la Cordillera de los Andes de Valdivia.

	Producción de semillas por año y por hectárea			
Especie	1968	1969	1970	1971
Nothofagus dombeyi	22.110.000	93.220.000	8.800.000	168.640.000
Nothofagus alpina	860.000	20.590.000	170.000	15.340.000

Fuente: Burschel, *et al.* (1976).

Esta tendencia también se observa en *Nothofagus obliqua* (Becker, 1981), aunque algunos autores indican máximos cada 3 años (Murúa y González, 1985). Aunque la información es incompleta, ella sugiere una tendencia a una producción muy baja de semillas de *Nothofagus pumilio* cada cuatro años en la región de Coyhaique; los otros tres años serían de producciones buenas a regulares (Mascareño, 1987). Similar es la periodicidad que se aprecia en los bosques de *Nothofagus glauca* de la región mediterránea de Chile (Donoso, 1975c).

Tabla 5.8. – Variación de la producción anual de semillas de diferentes especies del tipo forestal siempreverde de la Cordillera de la Costa de Valdivia, durante ocho años de medición.

	Producción anual de semillas por hectárea							
Especie	1982-83	1983-84	1984-85	1985-86	1986-87	1987-88	1988-89	1989-90
Eucryphia cordifolia	790.000	1.082.366	819.633	1.236.970	442.300	707.011	259.789	101.705
Laurelia philippiana	6.334.625	4.990.082	4.618.501	9.438.618	4.258.528	15.828.760	2.056.184	6.198.231
Amomyrtus luma	1.790.434	2.208.166	2.771.934	1.450.320	1.393.659	1.416.999	1.216.144	725.949
Amomyrtus meli	157.101	143.398	110.200	142.173	78.885	612.241	483.548	17.758
Podocarpus nubigena	43.468	70.700	21.333	25.319	19.043	35.372	47.729	43.264
Saxegothaea conspicua	287.000	6.755	1.287.066	2.524.505	210.636	8.159	535.713	2.139.480
Drimys winteri	426.444	87.613	1.554.301	4.179.393	2.957.503	201.635	1.189.344	1.764.408
Aextoxicon punctatum	46.913	25.073	50.232	10.190	31.288	2.039	83.478	44.416

Fuente: Donoso, *et al.* (en preparación).

En el bosque multiespecífico siempreverde de la Cordillera de la Costa de Valdivia, después de ocho períodos de evaluación de la producción de semillas se aprecia una fluctuación más o menos errática para la mayoría de las especies más importantes como *Eucryphia cordifolia, Laurelia philippiana, Amomyrtus luma, Amomyrtus meli* y *Podocarpus nubigena* (Tabla 5.8). Se observa alguna tendencia más definida en *Saxegothaea conspicua,* en que parece producirse una secuencia de 4 años, con un año bueno seguido de uno muy bueno y un tercero malo al que sigue un cuarto muy malo (Tabla 5.8). También en *Drimys winteri* podría darse un año de baja producción cada tres años de buena producción (Tabla 5.8). Para corroborar si estas tendencias son reales se requiere un período por lo menos doble al que se tiene evaluado. Hace más confusa la interpretación de esta tendencia aparente de *Drimys winteri,* comprobar que es muy distinta a la que se observa en la misma especie en el tipo forestal Alerce, que es contiguo a los bosques siempreverdes evaluados (Figura 5.6). En la especie *Aextoxicon punctatum* se aprecia una tendencia a alternancia de un año de buena producción, seguido de otro de baja, o por lo menos inferior a la del precedente y del siguiente (Tabla 5.8). Esta tendencia a bianualidad de *Aextoxicon punctatum* se ve corroborada con la información de Murúa y González (1985), que analiza la producción de semillas de varias especies de un bosque multiespecífico de tierras bajas en que *Aextoxicon punctatum* es una especie dominante y, por ello, su producción es mucho más abundante, alcanzando a 606.547 y 594.453 semillas/ha en los años de alta producción y 169.943 y 53.484 en los de baja.

Después de largos años de evaluación en la producción de frutos y semillas en los países europeos, se obtuvieron las siguientes conclusiones que, con los antecedentes y observaciones que se tienen al respecto, pueden considerarse también válidas para los bosques de Chile y sur de Argentina:

— Los años de buena producción para una especie no lo son necesariamente para otras (véase por ejemplo *Laurelia philippiana* y *Saxegothaea conspicua* en el período 1987-88 en la Tabla 5.8).

— La variación o ciclo, en las producciones anuales de semilla es amplia en algunas especies (*Fitzroya cupressoides* o *Drimys winteri* por ejemplo, Figura 5.6) y pequeña en otras (*Amomyrtus luma* y *Eucryphia cordifolia* por ejemplo, Tabla 5.8).

— Algunas especies son típicamente de ciclos cortos, como *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus alpina* (Tabla 5.7), *Nothofagus nitida* (Figura 5.6) o *Aextoxicon punctatum* (Tabla 5.8), mientras que otras poseen ciclos largos, como posiblemente es el caso de *Fitzroya cupressoides* (Figura 5.6).

— Los años en que la producción de semillas de una especie es nula son más bien excepcionales, pero ocurren como fue el caso de *Fitzroya cupressoides* de la Cordillera de la Costa de Valdivia en el período 1982-83 (Figura 5.6). También parecen ocurrir años nulos en *Pilgerodendron uviferum*. Sin embargo, es posible que la producción nula sea propia sólo de un área o región dentro del rango de distribución de una especie.

— De modo similar cuando ocurre una producción muy buena en un sector del rango de distribución de una especie, no necesariamente ello ocurre así en todo el rango de distribución, particularmente si éste es muy amplio. *N. pumilio*, por ejemplo, especie cuyo rango de distribución cubre aproximadamente 2.300 km de latitud, posee una enorme variabilidad en producción de semillas por regiones, de acuerdo con la experiencia no cuantificada que se posee.

— En los años de muy buena producción de semillas de una especie en un área, algunos árboles no producen semilla (10% aproximadamente según Baker (1950)) y, por el contrario, en años de producción muy baja algunos individuos tendrán buena cantidad de semillas.

— Los árboles de una especie que crecen aislados tienen generalmente menor variación anual en la producción de semillas que aquella que se aprecia en los rodales. Por ejemplo en el período 1988-1989, los rodales de *Fitzroya cupressoides* de la Cordillera de la Costa de Valdivia tuvieron una baja producción de semillas; sin embargo, muchos individuos más o menos aislados o solitarios ubicados a lo largo de los caminos tuvieron producciones bastante buenas que se repiten con relativa frecuencia. Efectivamente volvieron a tener una producción aun mejor en el período 1990-1991.

— Años de producción alta de semillas en una especie coinciden con buena calidad o viabilidad de las semillas, mientras que años de baja producción corresponden también a mala calidad o baja viabilidad de las semillas.

— No puede predecirse un año de buena producción de semillas antes de la formación de yemas florales, y en la práctica tampoco puede asegurarse una buena producción hasta tres meses antes de la maduración de los frutos, porque hasta ese momento flores y frutos están expuestos a pérdidas importantes derivadas de factores climáticos o bióticos.

4. **Diseminación de frutos y semillas**

El órgano de la planta que procede de la flor es el fruto, el cual contiene las semillas hasta que ambos maduran. Técnicamente el fruto está constituido por el ovario desarrollado con las semillas en su interior; sin embargo, en muchos frutos forman parte de ellos también otros elementos de la flor o inflorescencia (Strasburger *et al.*, 1963).

Aun cuando lo que interesa desde el punto de vista de la diseminación son las semillas, los frutos que las contienen, desempeñan con frecuencia un rol importante en el proceso de la diseminación. Aunque las gimnospermas, entre las que se incluyen las coníferas, no poseen frutos verdaderos, puesto que sus semillas no van incluidas dentro de un ovario, sino que se insertan sobre las escamas seminíferas, se denominarán como frutos para efectos prácticos, pero generalmente recibirán el nombre de conos.

Sólo refiriéndonos a los frutos de especies forestales chilenas y subantárticas argentinas y siguiendo la clasificación de frutos de Strasburger *et al.* (1963), se pueden efectuar las siguientes clasificaciones de las coníferas y latifoliadas de la región templada de América del Sur (Tabla 5.9)

Para efectos de recolección de semillas fundamentalmente, es conveniente identificar algunas características de los frutos que sirvan como guías para visualizar el momento de la madurez. A veces, el proceso de maduración y diseminación de las semillas puede ser muy rápido, lo que señala la conveniencia de reconocer indicadores que permitan detectar el momento para una recolección temprana de los frutos o semillas maduros, antes de que se produzca la diseminación masiva. Los frutos carnosos, como bayas y drupas, cambian de color en la madurez. El cambio puede ser del verde al rojizo o morado en una nuez como *Gevuina avellana*, del verde al negro *(Persea lingue)*, o el café oscuro aceitunado *(Aextoxicon*

Tabla 5.9. – Tipos de conos y frutos de las especies forestales de Chile y Argentina templada siguiendo la clasificación de Strasburger *et al.* (1963).

Nombre del fruto	Descripción	Especies que lo poseen
Conos o estróbilos secos (Coníferas)	Estructuras más o menos leñosas que contienen escamas con semillas adosadas. Se abren en la madurez permitiendo la dispersión de las semillas.	*Araucaria araucana* *Fitzroya cupressoides* *Austrocedrus chilensis* *Pilgerodendron uviferum* *Saxegothaea conspicua*
Conos carnosos (Coníferas)	Conos con excrecencias carnosas (arilos) que soportan o envuelven a las semillas.	*Podocarpus saligna* *Podocarpus nubigena* *Prumnopitys andina*
Folículos (Latifoliadas)	Frutos dehiscentes, secos, compuestos por un solo carpelo que se abre por una sutura ventral ubicada a lo largo del fruto.	*Quillaja saponaria* *Lomatia hirsuta* *Lomatia dentata* *Lomatia ferruginea* *Embothrium coccineum* *Kageneckia spp.* *Orites myrtoidea*
Legumbres (Latifoliadas)	Frutos dehiscentes, secos, compuestos por un solo carpelo que se abre simultáneamente por una sutura ventral y una dorsal.	*Caesalpinia spp.* *Adesmia spp.*
	Algunas especies poseen legumbres indehiscentes.	*Acacia caven* *Prosopis chilensis* *Prosopis tamarugo* *Prosopis spp.*

Cápsulas (Latifoliadas)	Frutos secos dehiscentes, compuestos por dos o más carpelos que se unen entre sí formando un ovario unilocular si no se forman tabiques, o plurilocular si se forman tabiques que dividen a los carpelos.	*Weinmannia trichosperma* *Maytenus boaria* *Crinodendron patagua* *Caldcluvia paniculata* *Eucryphia cordifolia* *Eucryphia glandulosa* *Tepualia stipularis*
Nueces (Latifoliadas)	Frutos secos e indehiscentes, compuestos por una sola semilla envuelta en un pericarpo leñoso o coriáceo	*Gevuina aveltana* Todos los *Nothofagus,* cuyas nueces se insertan en una estructura llamada cúpula, de 4 o 2 valvas.
Aquenios (Latifoliadas)	Frutos secos e indehiscentes, tipo nuez, en que la cubierta seminal está soldada al pericarpo.	*Dasyphyllum diacanthoides* *Laurelia philippiana* *Laurelia sempervirens* Todas las compuestas.
Lomentos (Latifoliadas)	Frutos secos indehiscentes, similares a legumbres, con varias semillas separadas entre sí por tabiques formados por las hojas carpelares.	*Sophora microphylla* *Sophora macrocarpa* *Sophora toromiro*
Drupas (Latifoliadas)	Frutos carnosos dehiscentes formados por un mesocarpo carnoso cubierto por un exocarpo (cáscara) y con un endocarpo duro o pétreo (cuesco), donde va la semilla.	*Persea lingue* *Beilschmiedia miersii* *Beilschmiedia berteroana* *Cryptocarya alba* *Gomortega keule* *Peumus boldus* *Aextoxicon punctatum* *Schinus spp.* *Lithraea caustica*
Bayas (Latifoliadas)	Frutos carnosos dehiscentes formados por un pericarpo completamente carnoso, que incluye en su interior una o varias semillas.	*Drimys winteri* *Luma apiculata* *Luma spp.* *Amomyrtus luma* *Amomyrtus meli* *Myrceugenia spp.* *Pitavia punctata* *Legrandia concinna* *Berberis spp.* *Pernettya spp.* *Gaultheria spp.* *Aristotelia chilensis*

punctatum), o el lila ceniciento como en especies de *Azara*, o el rojo o rosado *(Cryptocarya alba)*, o el amarillo *(Gomortega keule)* o el azul violáceo *(Rhaphythamnus spinosus)* o simplemente a un color verde de otro tono (*Peumus boldus* o *Beilschmiedia miersii*). Algunos de estos frutos pueden pasar por más de un estado de color antes de llegar a la madurez, como *Gevuina avellana*, que al principio es verde, luego cambia a rojo y finalmente a negro-rojizo, negro o negro-violáceo. Muchos frutos secos dehiscentes también experimentan cambios de color poco antes de llegar al momento en que se abren; *E. coccineum* y *Lomatia spp.* pasan de un color verde a un amarillo pajizo mientras *Quillaja saponaria* pasa de verde a gris seco.

En las coníferas se observan también cambios de color; las tres cupresáceas chileno-argentinas pasan de un color verde a café claro, castaño o pardo. En *Podocarpus nubigena* y *Podocarpus saligna* el arilo pasa de un estado seco y color verde, a uno carnoso, jugoso y de color rojo, mientras la semilla pasa de un color verde a uno negro violáceo en *Podocarpus nubigena* y a rojizo en *Podocarpus saligna*.

Una vez que los frutos o semillas alcanzan su madurez se inicia la etapa de su diseminación, período que tiene una duración muy variable, que depende de cada especie. Sin embargo, en la mayor parte de las especies las semillas son dispersadas después de la maduración de los frutos en el otoño o primeros meses del invierno, pero tanto en coníferas como en latifoliadas hay numerosas excepciones.

Si se registra la producción de semillas mensualmente a lo largo del año en una superficie del rodal, se verá que prácticamente todos los meses hay cierta caída de frutos o semillas. Generalmente se produce una iniciación de la caída con una cantidad baja de semillas que rápidamente aumenta en número hasta llegar a una producción máxima en un mes, la que declina al siguiente hasta llegar a niveles casi nulos de caída de semillas en los meses anteriores al mes de producción máxima.

En algunas especies, particularmente coníferas, como *Austrocedrus chilensis*, la masa de las semillas son dispersadas prácticamente en el lapso de una semana, después que maduran. Lo mismo ocurre para *Fitzroya cupressoides*, si se toma en consideración un solo individuo para la medición. La mayor parte de las especies de los bosques húmedos del sur de Chile ocupa períodos entre 1 y 4 meses para dispersar la masa de sus semillas (Donoso *et al.*, 1992, en preparación) (Figura 5.7).

Se aprecia en la Figura 5.7 que cada una de las cuatro especies inicia su caída masiva de semillas en meses diferentes, teniendo el máximo también en meses muy distintos: en febrero, verano pleno, para *Drimys winteri*; en abril, otoño, para *Nothofagus nitida*; y en junio, principios de invierno, para *Fitzroya cupressoides*. En esas tres especies se observan 2 a 4 meses de alta producción, la cual declina luego hasta hacerse casi nula en algunos meses correspondientes al final del período de diseminación, que es todo el año. En *P. nubigena* se observan dos máximos en la caída de semillas, uno en otoño (abril-mayo), y otro en primavera (octubre-diciembre) (Figura 5.7 d).

En las especies de *Nothofagus* la maduración y caída de semillas se inicia para algunas especies a fines de verano y normalmente en otoño, entre marzo y abril. Ello depende en gran medida de la latitud y de la altitud de la procedencia. En áreas bajas del Llano Central es frecuente encontrar a *Nothofagus obliqua* diseminando sus semillas ya a fines de enero y febrero (Murúa y González, 1985), lo mismo que en las latitudes bajas en la región mediterránea, pero también la diseminación se hace más tardía a mayores altitudes en la Cordillera. Entre el 84 y el 97% del total de la producción de semillas de *Nothofagus alpina* y *Nothofagus obliqua* en los renovales de la Cordillera de los Andes de Malleco, a 700 m de altitud, se produjo entre abril y mayo en 1982, y el porcentaje restante entre mayo y julio (Peñaloza y Núñez 1982, 1985). En parcelas permanentes en bosques de *Nothofagus pumilio*

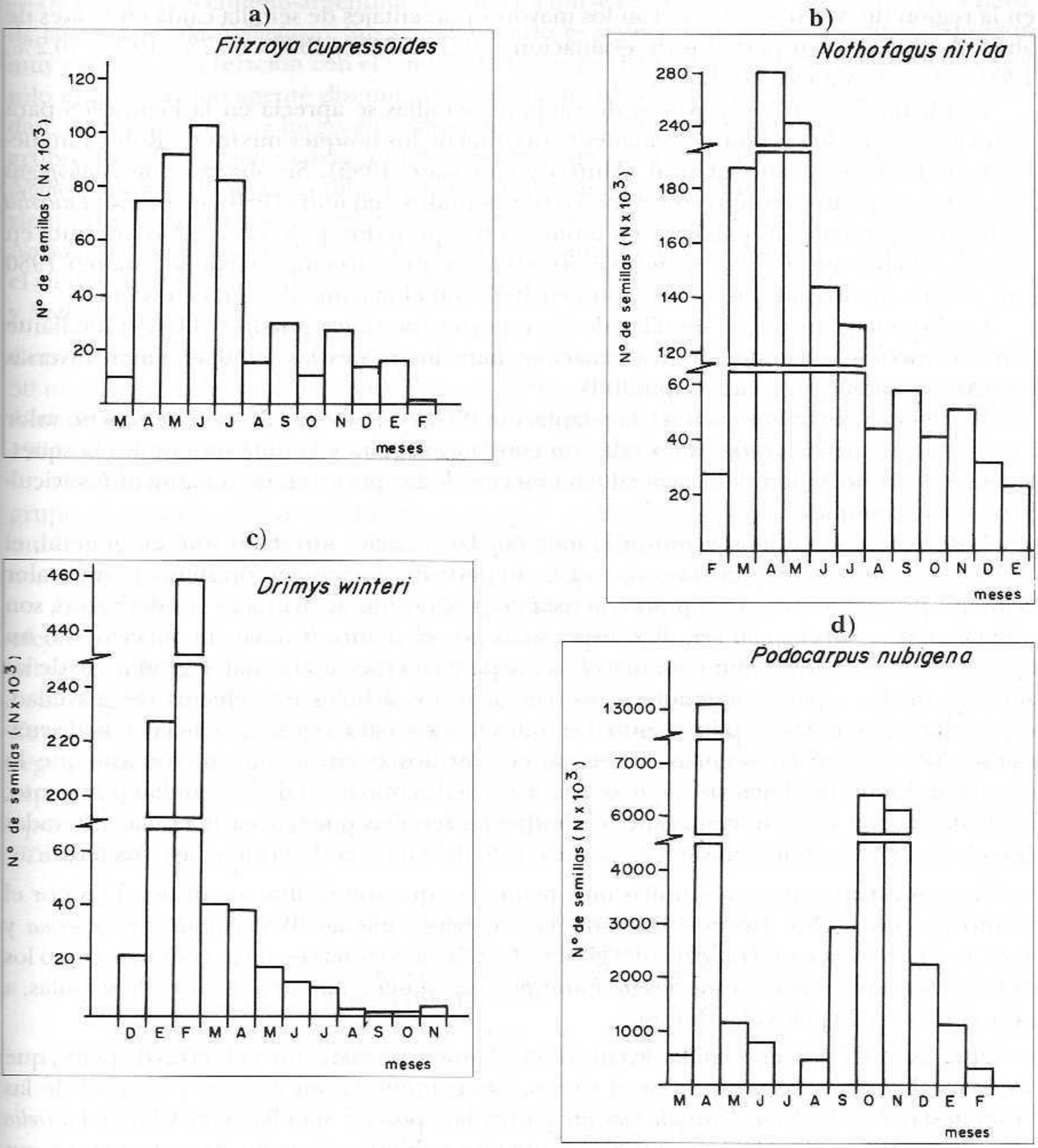


Figura 5.7 – *Distribución de la caída mensual de semillas a lo largo de un año promedio (6 años) para especies de los tipos forestales Alerce y siempreverde costeros.* a) Fitzroya cupressoides. b) Nothofagus nitida. c) Drimys winteri. d) Podocarpus nubigena *(De Donoso, 1992).*

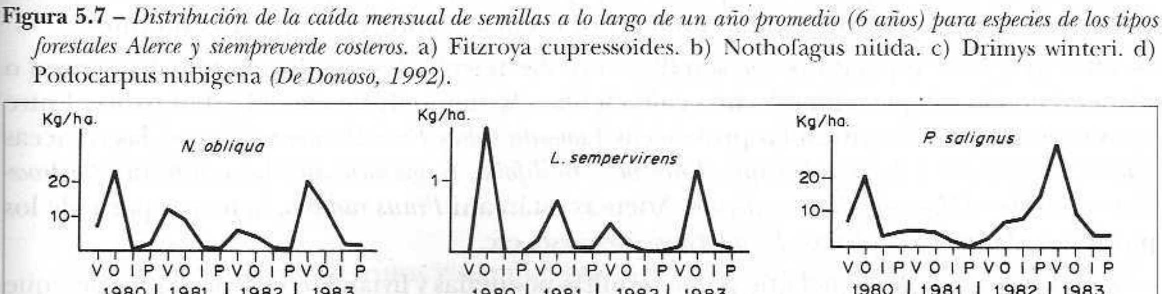


Figura 5.8 – *Fluctuaciones estacionales en la producción de semillas (Kg/Ha) de tres especies arbóreas de bosques remanentes originales del Llano Central de la región sur de Chile (De Muría y González, 1985).*

en la región de Aysén, se obtuvieron los mayores porcentajes de semilla caída en el mes de abril, durante cuatro períodos de evaluación (1977= 82,9%, 1978= 66,7%, 1979= 70,2%, 1986= 54,1%) (Mascareño, 1987).

La fluctuación en los máximos de caída de semillas se aprecia en la Figura 5.8 para algunas especies de un bosque remanente original de los bosques mixtos de Roble-Lingue-Laurel-Olivillo del Llano Central (Murúa y González, 1985). Se observa que *Nothofagus obliqua* presenta sus máximos en verano en tres períodos y en uno (1980), en otoño; *Laurelia sempervirens* presenta sus máximos en otoño en tres períodos, pero en 1982 lo presenta en verano. Finalmente, *Podocarpus saligna* presenta dos producciones máximas, una en 1980 con el máximo de caída en otoño, y otra en 1983 con el máximo de caída en verano.

La diseminación de las semillas de las especies forestales puede realizarse mediante diversos medios o agentes de diseminación, para los cuales las semillas tienen diversas formas de adaptación (véase Capítulo I).

Los agentes de diseminación y la adaptación de las especies a ellos son de mucho valor en la interpretación ecológica en relación con la estructura y la dinámica de los bosques. Además, su conocimiento es esencial para efectos de la aplicación de tratamientos silviculturales a los bosques.

Los agentes de diseminación utilizados por las especies forestales son, en general, el viento, los animales, el agua y la gravedad. Gran parte de las especies forestales de gran valor o interés productivo, desde el punto de vista de producción de madera y sus derivados, son anemócoras, es decir, con semillas dispersadas por el viento. A pesar de ser el viento un agente de diseminación muy común y eficiente para las especies forestales, gran parte de las semillas de las especies anemófilas cae cerca de los árboles por efectos de gravedad, especialmente en días de poco viento. De todos modos, para lograr eficiencia en la diseminación por viento, las semillas deben poseer medios o estructuras anatómicas que lo permitan. En primer lugar para que se produzca la diseminación de las semillas por viento, los frutos deben ser dehiscentes, de modo que las semillas puedan ser liberadas y llevadas por el viento. Las semillas mismas para este efecto deben tener determinadas características:

— Algunas especies poseen semillas muy pequeñas, que son fácilmente dispersadas por el viento gracias a ello. De este tipo son las especies chilenas *Weinmannia trichosperma* y *Caldcluvia paniculata* y las especies del género *Escallonia*. Algunas exóticas comunes como los sauces y álamos y muchas especies de *Eucalyptus spp.* poseen también ese tipo de semillas, a veces provistas de pelos algodonosos.

— Otras especies poseen semillas livianas con vilanos, o densamente cubiertas de pelos, que facilitan el vuelo o dispersión por el viento. Las compuestas en general y el árbol de las compuestas *Dasyphyllum diacanthoides* en particular, poseen semillas con vilano; *Laurelia sempervirens* y *Laurelia philippiana* poseen aquenios cubiertos de pelos, los que a veces son diseminados en grupos de semillas unidas por los pelos, aprovechando días ventosos.

— Otro grupo de especies posee semillas con alas terminales que hacen que éstas giren o planeen en el aire, permitiendo una caída lenta a bastante distancia del árbol padre. Entre estas especies se encuentran las proteáceas *Lomatia spp.* y *Embothrium coccineum*, las rosáceas *Quillaja saponaria* y *Kageneckia spp.*, *Eucryphia cordifolia*, *E. glandulosa* y las coníferas *Austrocedrus chilensis* y *Pilgerodendron uviferum*. Además están ahí *Pinus radiata*, la mayor parte de los pinos, los abetos y las piceas, *Pseudotsuga menziesii*, etc.

— Un último grupo es aquel que posee semillas pequeñas y livianas con alas marginales, que rodean la semilla, facilitando su diseminación a distancia, como ocurre con *Fitzroya cupressoides*, y las cupresáceas en su mayor parte, así como *Sequoia sempervirens*.

— De las especies chileno-argentinas pueden incluirse entre las anemócoras a la mayor parte de las especies de *Nothofagus.* Sus semillas o nueces poseen estructuras marginales que son muy reducidas en relación con el tamaño y el peso del fruto, razón por la cual el viento sirve sólo en parte como agente diseminador, actuando adicionalmente como agentes la gravedad, en primer lugar, y luego animales o aves y, en ocasiones, el agua. Se descarta de este grupo *Nothofagus glauca* cuyas semillas son muy grandes y pesadas y, en menor medida, *Nothofagus leoni.* Poseen semillas de tamaño intermedio que utilizan en alguna medida al viento como agente diseminador, *Nothofagus pumilio, Nothofagus alpina, Nothofagus obliqua, Nothofagus alessandri.* Poseen semillas de menor tamaño que pueden ser transportadas por el viento con relativa facilidad, *Nothofagus antarctica, Nothofagus dombeyi, Nothofagus betuloides* y *Nothofagus nitida.*

Gran parte de las semillas de las especies anemócoras de coníferas caen a distancia de 40 o 50 m de los árboles padres, según Spurr y Barnes (1980). La mayoría de las nueces de los *Nothofagus neozelandeses* cae dentro de los 30 a 40 metros de los árboles semilleros (Wardle, 1984) y probablemente es similar para las especies chileno-argentinas.

Muchas de las especies que tienen estrategias de diseminación por viento pertenecen al grupo de especies pioneras intolerantes capaces, gracias a la habilidad anemócora y de intolerancia a la sombra, de invadir áreas abiertas o alteradas, eludiendo de ese modo la competencia por luz con otras especies en otros tipos de hábitat.

Como norma práctica para efectos silviculturales es posible señalar que la distancia efectiva de diseminación fluctúa para estas especies entre una y dos veces la altura de los árboles, es decir, entre 30 y 60 m en la mayoría de los casos y en ocasiones entre 50 y 100 m como sucede en *Fitzroya cupressoides, Nothofagus dombeyi, Nothofagus obliqua, Nothofagus alpina, Eucryphia cordifolia* en algunos bosques. En la planificación silvicultural para efectos de la regeneración de un área, es fundamental considerar las características de las semillas de las especies que se quiere regenerar, así como la dirección e intensidad de los vientos en la época de diseminación, la topografía, la pendiente y la posición del árbol respecto de ella (Tabla 5.10).

Tabla 5.10. – Caída de semillas en relación con la distancia desde el árbol para un año de máxima producción en *Nothofagus menziesii* en Nueva Zelanda (Wardle, 1984).

Distancia desde árbol (m)	Semillas m^2
0	2.418
20	732
40	308
60	158
80	54
100	29

La mayor parte de los frutos y semillas relativamente pesadas cuentan con la gravedad entre los agentes diseminadores aun cuando otro agente puede ser más importante si se considera la estructura y características de la semilla o fruto. Desde luego, como ya se expresó, cada vez que las semillas se desprenden de las plantas en momentos sin viento, necesariamente caerán por gravedad. La diseminación por gravedad es especialmente importante en pendientes fuertes. En especies de frutos grandes, pesados y redondos, como *Gevuina avellana, Jubaea chilensis* y *Gomortega keule* ella es especialmente importante; las semillas tienden a acumularse en pequeñas terrazas u hondonadas a lo largo de la pendiente desarrollándose grupos de árboles en esos puntos o en las quebradas. En especies de semillas pesadas, ubicadas en terrenos más o menos planos, como *Araucaria araucana,* se determinó que la distancia máxima de dispersión desde un árbol semillero es de 13 m y que el 50% de las semillas caen entre los 5 y los 9 m de distancia del fuste (Muñoz, 1984) (Figura 5.9).

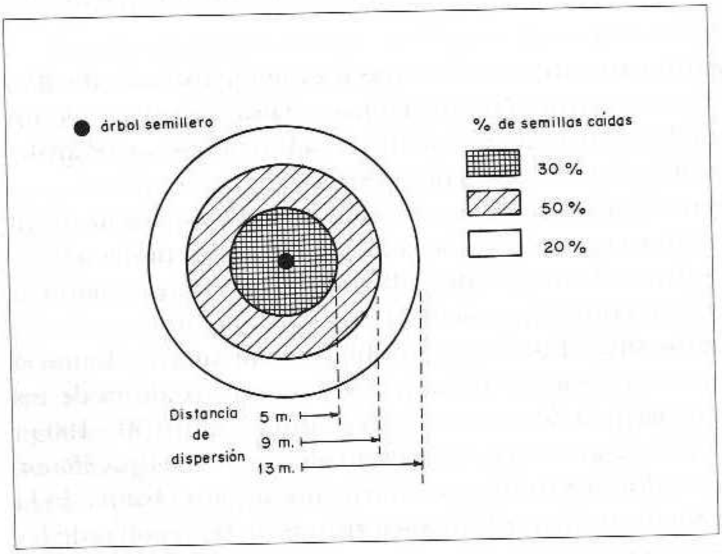


Figura 5.9 – *Proporción de semillas caídas alrededor de un árbol semillero de* Araucaria araucana *en bosques ubicados a 1.500 m de altitud en la Cordillera de los Andes (según Muñoz, 1984).*

Sin embargo, estas semillas pesadas y carnosas no sólo son diseminadas por gravedad sino que en la diseminación participan también animales o aves, lo que explica su capacidad para diseminarse bastante más lejos que lo que indica la Figura 5.9. Los frutos carnosos, como bayas y drupas, y otros no carnosos pero con colores llamativos, son comidos frecuentemente por aves que los obtienen desde los árboles cuando presentan signos de madurez. Semillas como las de *Maytenus boaria, Schimus spp.* y *Crynodendron patagua* presentan arilos rojos o cubiertas seminales brillantes y coloridas que sirven de atractores a las aves. Las semillas contenidas en esos frutos no son digeridas y son excretadas con las fecas de las aves, lo que permite una diseminación abundante y a gran distancia. Bayas coloridas y carnosas comidas por las aves son las de *Aristotelia chilensis, Drimys winteri* y casi todas las *Mirtáceas chilenas.* Entre las drupas se encuentran las de *Persea lingue, Peumus boldus* y *Aextoxicon punctatum. Podocarpus nubigena* y *Podocarpus saligna* poseen un arilo o excrecencia carnosa rojo y comestible, que es el atractor para las aves; la paloma torcaza, *Columba araucana,* es una conocida ave diseminadora de las semillas de *Persea lingue, Mirtáceas* y otras. Muchas aves menores frugívoras son diseminadoras de bayas y otros frutos. La Tabla 5.11 da cuenta de los hallazgos encontrados al respecto en la isla de Chiloé (Johnson y Goodal, 1967; Donoso, 1981a; Armesto *et al.*, 1987).

Muchas especies de animales, como los zorros y fundamentalmente los roedores, contribuyen a la diseminación de semillas incluidas en frutos carnosos o secos. Con frecuencia no destruyen las semillas al ingerir los frutos y aquéllas son diseminadas a través de las fecas. Así lo hacen por ejemplo, los zorros con las semillas de *Cryptocaria alba* y *Lithraea caustica*

Tabla 5.11. – Aves frugívoras de los bosques templados de Sudamérica (Chile y Argentina).

Nombre científico	Nombre común	Límite norte de distribución	Tipo de habitante	Algunas especies de plantas de las que se alimenta
Pesseriformes				
Anairetes parulus	Cachudito	30°S	Migrador local	?
Cardualis barbatus	Jilguero	23°S	Migrador	?
Cinclodes funcus	Churrete acanalado	23°S	Migrador	?
Cinclodes Patagonicus	Churrete	33°S	Migrador?	?
Curaeus curaeus	Tordo	23°S	Residente?	?
Diuca diuca	Diuca	30°S	Residente	?
Elaenia albiceps	Fio-fío	23°S	Migrador	*Drimys winteri* *Amomyrtus luma* *Ovidia pillo-pillo*
Phrygilus patagonicus	Cometocino	33°S	Migrador	?
Phytotoma rara	Rara	23°S	Migrador	?
Pteroptochas tarnii	Huet-huet	36°S	Residente	*Amomyrtus luma*
Pyrope pyrope	Diucón Hurco	30°S	Migrador	*Drymis winteri*
Scelorchilus rubecula	Chucao	35°S	Residente	*Amomyrtus luma*
Sicalis luteola	Chirihue	23°S	Residente	*Drymis winteri*

Continuación Tabla 5.11

Nombre científico	Nombre común	Límite norte de distribución	Tipo de habitante	Algunas especies de plantas de las que se alimenta
Turdus falcklandii	Zorzal	23°S	Residente	*Amomyrtus luma* *Aristotelia chilensis* *Drymis winteri* *Ovidia pillo-pillo*
Zonotrichia capensis	Chincol	Sudamérica	Migrador local	*Nertera granadensis* *Relbunium hypocarpium*
Piciformes				
Colaptes pitius	Pitío	29°S	Residente?	*Drymis winteri*
Columbiformes				
Columba araucana	Torcaza	30°S	Residente	*Amomyrtus luma* *Drymis winteri*

Fuente: Armesto *et al.* (1987).

(Donoso, 1981a). Muchos ratones de campo son grandes consumidores de semillas, las que son consumidas bajo los árboles donde caen por gravedad, o son transportadas a las galerías o madrigueras donde habitan (Campos, 1987). Armesto *et al.* (1987) indican los mamíferos que predan en frutos en los bosques templados de Chile (Tabla 5.12). Gran proporción de esas semillas son destruidas o quedan acumuladas en las madrigueras, pero una parte de ellas queda diseminada en el trayecto. Esto ocurre con *Gevuina avellana*, gran parte de los *Nothofagus* de semillas mayores como *Nothofagus glauca* y *Nothofagus obliqua*, con *Jubaea chilensis* y *Araucaria araucana*. En los bosques húmedos del sur de Chile, los roedores *Akodon olivaceus*, *A. longipilis* y *Oryzomys longicaudatus* se alimentan, y a la vez contribuyen a la dispersión de las semillas de *Aextoxicon punctatum*, *Gevuina avellana* y *Nothofagus obliqua* (Murúa y González, 1981). Algunos frutos son consumidos también por el ganado vacuno u ovino y diseminados a través de sus fecas *(Acacia caven, Prosopis spp., Prumnopitys andina)*.

Finalmente, semillas de algunas especies pueden caer a los cursos de agua y ser transportadas por esta vía a grandes distancias. Muchas especies que habitan cerca de los cursos de agua

Tabla 5.12. – Mamíferos frugívoros de los bosques templados de Chile.

Especies zoológicas	Rango geográfico	Especies botánicas cuyos frutos predan
Carnívora		
Dusicyon culpaeus (Zorro culpeo)	18º-55º	Aristotelia chilensis Cryptocarya alba *Lithraea caustica* *Muehlenbeckia hastulata* *Schimus latifolius* *Peumus boldus*
Dusicyon griseus (Zorro gris)	20º-55º	*Id. D. culpaeus*
Dusicyon fulvipes (Chilla o zorro chico)	42º-44º	*Amomyrtus luma*
Artiodactyla		
Pudu pudu (*Cervidae*) (Pudú)	35º-48º	*Fuchsia magellanica* *Gevuina avellana* *Myrtáceas no identificadas*
Marsupialia		
Dromiciops australis (Monito del monte) (*Didelphidae*)	35º-45º	*Lapageria rosea* *Pernettya spp.* *Luzuriaga spp.*

Fuente: Armesto *et al.* (1987).

poseen esta forma alternativa de diseminación; por ejemplo *Nothofagus dombeyi* en su distribución norte, *Pitavia punctata, Drimys winteri, Sophora microphylla.* Especies exóticas asilvestradas en Chile lo han logrado gracias a que sus semillas son dispersadas por los cursos de agua, como es el caso de *Acacia dealbata* y *Alnus glutinosa.*

De acuerdo con Armesto y Rozzi (1989), la mayor parte de las especies, en general, y de los árboles, en particular, de la Isla de Chiloé (tipo forestal siempreverde), dispersan sus semillas a través de las aves (Ornitocoria), pero casi todos los árboles emergentes, que son especies de luz y pioneras generalmente, presentan anemocoria (Tabla 5.13).

5. La germinación de las semillas

Ha pasado finalmente un largo período desde que en un momento determinado se iniciaron los primordios foliares en los árboles de una población o de una comunidad forestal. Muchos de ellos no llegaron a formar frutos y semillas bien desarrolladas por efectos de

Tabla 5.13. – Síndromes de diseminación de las semillas de especies del bosque húmedo lluvioso templado (siempreverde) de Chiloé.

	Ornitocoria	*Anemocoria*	*Mamalocoria*	*Otros**
a) Árboles (n=27)	19 (70,4%)	7 (25,9%)	1 (3,7%)	=
Emergentes (n=7)	1 (14,3%)	6 (85,7%)	=	=
Dosel principal (n=7)	6 (85,7%)	=	1 (4,3%)	=
Dosel intermedio (n=13)	12 (92,3%)	1 (7,7%)	=	=
b) Arbustos (n=27)	16 (59,2%)	4 (14,8%)	3 (11,1%)	4 (14,8%)
c) Epífitos y lianas (n=18)	13 (72,2%)	3 (16,3%)	=	2 (11,1%)
Total (n=72)	48 (66,7%)	14 (19,4%)	4 (5,6%)	6 (8,34%)

Fuente: Armesto y Rozzi (1989).
* Otros síndromes incluyen hidrocoria, balocoria y epizoocoria.

factores climáticos o por ataques de insectos o de enfermedades en las diferentes etapas hasta la semilla. Finalmente, la semilla diseminada puede ser atacada de nuevo por insectos o destruida por la aves y los mamíferos que, aun cuando contribuyen a su diseminación, destruyen una parte importante de la producción. En definitiva, las semillas que llegan al suelo o al piso del bosque en condiciones de germinar constituyen entre un 2 y un 21% del total de la producción, de acuerdo con la literatura europea para especies de *Quercus* y *Fagus* (Baker, 1950).

Antes de germinar en el suelo las semillas que llegaron hasta allí pueden experimentar nuevas pérdidas. Algunas especies que diseminan sus semillas en primavera están programadas para germinar rápidamente poco después de la diseminación; si así no ocurre, su destino es secarse y morir. De este tipo son las especies de *Salix* y otras del hemisferio norte. Entre las especies arbóreas chilenas no ocurre así en general. La mayor parte de ellas maduran y son diseminadas en verano y otoño. Durante ese período no tienen, en general, posibilidades de satisfacer los requerimientos medioambientales para la germinación, fundamentalmente agua suficiente. Si algunas semillas llegan a germinar están destinadas a morir porque pronto llega el invierno con bajas temperaturas. Las semillas que quedan en el suelo sin germinar deben permanecer ahí durante el invierno. Generalmente durante ese período se mantienen en lo que se llama un estado de latencia (Krugman *et al.*, 1974), es decir, aquel durante el cual las semillas, estando vivas no son capaces de germinar, aun cuando sean puestas en las condiciones medioambientales adecuadas para su germinación.

Muchas de las semillas de estas especies son secas y pueden mantenerse en estado de latencia en el suelo durante el período de invierno, experimentando algunos cambios de humedad ambiental pero en las condiciones de temperatura imperantes en el invierno; en algunas regiones de la alta Cordillera o en las altas latitudes, se mantienen durante gran parte del invierno bajo la nieve; cuando se producen las condiciones adecuadas para la germinación en primavera, estas semillas están aptas para germinar. En general, las coníferas de semillas pequeñas y secas (con 10% de contenido de humedad aproximadamente), como los pinos y las cupresáceas, se encuentran en ese tipo; también están ahí las semillas de *Nothofagus* y muchas más de las latifoliadas de la región templada de Sudamérica. Las especies intolerantes pioneras están adaptadas para resistir cambios de humedad y temperatura al permanecer al descubierto en el piso durante el invierno y, de ese modo, poder colonizar áreas abiertas (los pinos en general, *Nothofagus, Embothrium, Lomatia,* etc.).

Otras especies, en cambio, poseen semillas que no pueden secarse, so pena de perder su viabilidad. De este tipo son las semillas de frutos grandes y carnosos, como *Persea lingue, Peumus boldus, Cryptocarya alba, Aextoxicon punctatum, Gevuina avellana, Beilschmiedia spp., Gomortega keule,* que mantienen hasta el 40% de humedad.

Las semillas de estas especies normalmente caen en el piso del bosque y son cubiertas por la hojarasca, donde pueden mantener la humedad suficiente para poder iniciar la germinación junto con la llegada de la primavera. Si quedan expuestas a la intemperie, en campo abierto, donde se producen fuertes fluctuaciones de temperatura y por lo tanto de su contenido de humedad, terminan por desecarse y morir, si es que no son comidas por aves o mamíferos.

Junto con conocer las características de las semillas de cada especie y del proceso germinativo propio de cada una de ellas (Urrutia, 1985), elementos que sin embargo, el silvicultor no puede alterar, es fundamental conocer los factores que afectan a la germinación, sobre los cuales sí el silvicultor puede ejercer algún control, interviniendo la cobertura de la vegetación o preparando el suelo.

En primer lugar es importante reconocer dos tipos generales de germinación: epígea e hipógea. La germinación epígea es aquella en que el hipocótilo emerge por sobre la superficie del suelo, portando a los cotiledones. Una vez que el hipocótilo llega a una altura total y los cotiledones se desarrollan, cae la cubierta seminal que los cubre por algún tiempo en algunas especies, y los cotiledones realizan fotosíntesis por un período, durante el cual se desarrolla el epicótilo con las primeras hojas normales, momento en el cual termina el estado de plántula (Figura 5.10). Este tipo de germinación lo poseen casi todas las coníferas y también los *Nothofagus* y, en realidad, la mayoría de las latifoliadas de los bosques chilenos y argentinos del sur. La germinación hipógea es aquella en que el hipocótilo y los cotiledones, transformados en estructuras de almacenamiento de nutrientes, función que en las especies epígeas las desarrolla sólo el endosperma, quedan en el interior de la tierra durante el proceso de germinación, emergiendo sólo el epicótilo con el brote terminal del cual aparecen las hojas primarias, que inician el proceso de fotosíntesis (Figura 5.11). Poseen este tipo de germinación *Persea lingue, C. alba, B. miersii, B. berteroana, A. punctatum, G. avellana, Quercus spp., Juglans spp.*

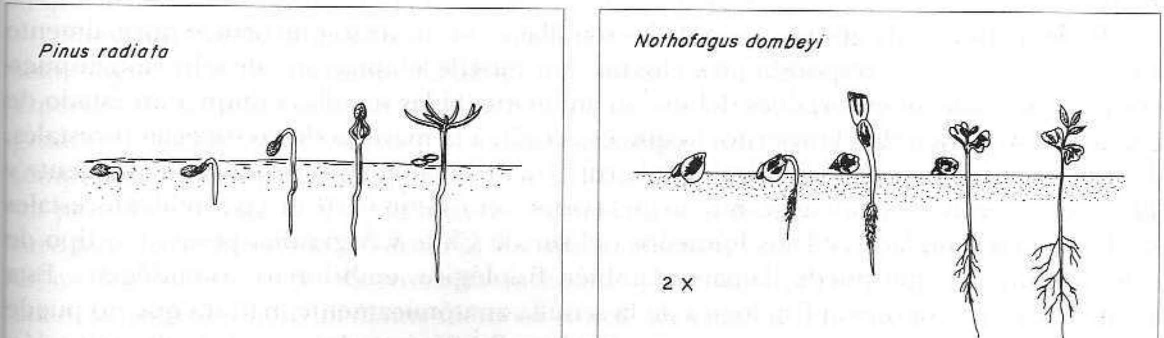


Figura 5.10 – *Proceso de germinación epígea en una semilla de* Pinus radiata *y en una de* Nothofagus dombeyi *(Urrutia, 1985).*

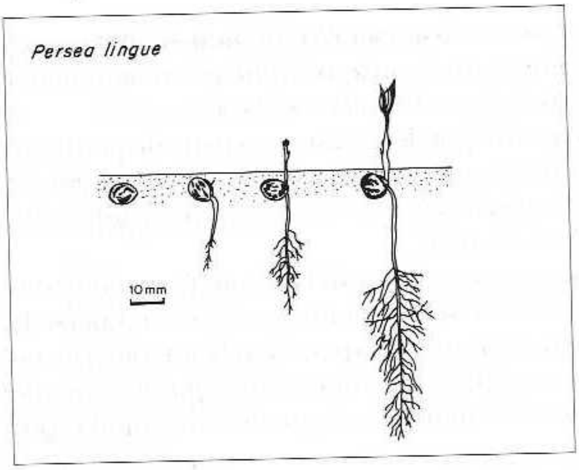


Figura 5.11 – *Proceso de germinación hipógea en una semilla de* Persea lingue *(Urrutia, 1985).*

Algunas especies poseen un tipo de germinación intermedia, que podría llamarse semi-hipógea, como *Nothofagus glauca* y *Araucaria araucana.*

El proceso fisiológico y bioquímico propio de la germinación es materia tratada en diferentes textos de fisiología vegetal (Kramer y Kozlowski, 1960; Zimmermann y Brown, 1971; Kozlowski, 1971; Hartmann y Kester, 1975).

Los factores externos que la semilla obtiene en forma y cantidad adecuada para iniciar la germinación generalmente al inicio de la primavera, son agua, temperatura y oxígeno esencialmente. A fines de invierno y principios de primavera normalmente la cantidad de agua es más que suficiente y la semilla es capaz de elevar su contenido de humedad considerablemente, proceso de hidratación necesario para la activación de los procesos bioquímicos que inician la germinación. Antes del aumento de las temperaturas con la aproximación de la primavera la germinación no puede producirse; el rango de temperaturas puede ser muy amplio, 15 a 40°C, pero la condición óptima se encuentra entre los 20 y los 30° y, para muchas especies, es fundamental la ocurrencia de fluctuaciones de temperatura que, por lo demás, son normales en el período de 24 horas del día. El oxígeno es necesario en el proceso de germinación porque se produce una intensa respiración, pero lo normal es que sea un elemento disponible, salvo cuando las semillas caen en el agua y se sumergen o cuando quedan a una profundidad excesiva, la que dentro del suelo varía según la especie y tamaño de la semilla. En condiciones naturales esto es de baja probabilidad de ocurrencia.

En la naturaleza la germinación de las semillas es un proceso que ocurre normalmente con las variaciones correspondientes a los mecanismos de adaptación y de selección impuestos por las condiciones variables del medio ambiente. Si las semillas entran a un estado de latencia que dura todo el invierno, lo que es común a la mayoría de las especies forestales, los cambios fisiológicos necesarios para la ruptura de la latencia se producen lentamente y la mayor parte de las semillas germinan en la primavera. Gran parte de las semillas forestales de los climas templados y fríos húmedos del sur de Chile y Argentina poseen un tipo de latencia interna, que puede llamarse también fisiológica, embrionaria o endógena. Ésta consiste en una condición fisiológica de la semilla anatómicamente madura que no puede germinar hasta que se produzcan ciertos cambios fisiológicos después de la diseminación (Krugman *et al.*, 1974). Algunas especies poseen semillas latentes debido a inmadurez del embrión, latencia considerada física o morfológica por Krugman *et al.* (1974), que puede derivar de condiciones poco favorables durante la maduración; para que se produzca la maduración el embrión debe experimentar cambios y crecer; este tipo de latencia lo poseen las semillas de *Drimys winteri* (Botti y Cabello, 1987) y de *Peumus boldus* (1986).

En otras especies, la latencia fisiológica deriva de la presencia de un inhibidor o de la falta de un promotor de la germinación, condición que es, probablemente, la que prevalece en las especies chileno-argentinas del sur. En la condición natural de los bosques la latencia de las semillas se rompe a lo largo del invierno, debido a que las condiciones de humedad y temperatura imperantes en el piso forestal, bajo la hojarasca, durante varios meses o semanas, posibilitan la disminución de los inhibidores o el aumento de los promotores de la germinación, de tal modo que ésta puede tener lugar en el momento preciso a fines de invierno o comienzos de primavera. Algunas semillas no logran romper su latencia en el período y pueden permanecer latentes por largo tiempo, germinando dos o tres años después de la diseminación. Muchas semillas que germinan después de una alteración importante, como un incendio forestal, estaban en estado de latencia en el piso del bosque, durante largo tiempo y germinan sorpresivamente después de la alteración. Sobre cierta altitud en la Cordillera de los Andes, así como en las altas latitudes, las semillas quedan cubiertas por la nieve durante todo el invierno, factor que es determinante en la ruptura de la latencia de ellas. El proceso más común de ruptura de la latencia de las semillas con latencia fisiológica es conocido como estratificación, que consiste justamente en imitar a la naturaleza colocando a las semillas entre estratos de arena, o revuelta con arena húmeda y sometidas a temperaturas de 1 a 5° por períodos que varían con las especies y procedencias, entre 30 días (1 mes) y 120 días (4 meses) generalmente (Krugman *et al.*, 1974; Hartmann y Kester, 1975).

La mayor parte de las especies propias del clima mediterráneo de la región central de Chile, así como de la zona semiárida de más al norte, poseen un tipo de latencia externa, física o morfológica, que corresponde a una condición morfológica de la semilla que previene o impide por cierto tiempo la germinación; esa condición puede referirse a una cubierta seminal impermeable al agua, al oxígeno o a ambos, que es común en las especies de leguminosas como *Acacia caven, Prosopis spp., Sophora spp., Robinia pseudoacacia.* También puede ocurrir que la cubierta seminal es tan dura que impide mecánicamente el crecimiento del embrión y la emergencia de la radícula y del tallo; se conoce este tipo de latencia para *Eucalyptus delegatensis.* Este tipo de latencia física o externa se rompe en la naturaleza gracias a la acción de hongos y bacterias que corroen la cubierta seminal, de los agentes climáticos, especialmente a través del calentamiento y del enfriamiento y del agua misma, que van rompiendo gradualmente la cubierta dura; en muchas especies de zonas áridas es el fuego el que termina por producir el efecto de ruptura de la cubierta.

Sin duda detrás de estos mecanismos existe un proceso evolutivo de adaptación a la sobrevivencia en condiciones difíciles; la germinación escalonada que se da en algunas especies es una demostración de ello. Ésta consiste en la ocurrencia de semillas de varios grados de latencia en una especie; algunas son capaces de germinar con cualquier lluvia temprana, pero las plántulas quedan expuestas a morir fácilmente porque puede continuar un período largo sin lluvias y la humedad de la primera lluvia no logró impregnar el suelo; otro lote de semillas puede germinar en una segunda lluvia y otro en una tercera, etc., de tal modo de asegurar la sobrevivencia de algunas plántulas de la especie. Artificialmente, la latencia física se rompe mediante métodos conocidos como de escarificación, que consisten en utilizar medios mecánicos para romper la cubierta, o remojo en agua hirviendo o en ácido sulfúrico, en algunos casos por varias horas (Cabello, 1979). Algunas especies de zonas semiáridas presentan doble latencia, es decir, una cubierta seminal dura e impermeable y una latencia fisiológica debida a la presencia de inhibidores o falta de promotores; para esos casos, como en *Lithraea caustica*, es necesario emplear estratificación y escarificación (Cabello, 1979).

Dada una cantidad y calidad de semilla adecuadas y las condiciones climáticas necesarias para la germinación también adecuadas, debe concurrir para que se logre el éxito de la germinación, un sustrato o "cama de semillas" también adecuado. Sin duda que gran parte de las características del sustrato van a depender de las propiedades físicas del suelo, es decir, de su textura, porosidad, densidad, drenaje, capacidad de retención de agua, las que a su vez van a depender del clima del área en cuanto a su eficiencia para la germinación de las semillas. Así por ejemplo, las características físicas de un suelo arenoso pueden ser muy favorables para la germinación de semillas en un clima lluvioso y húmedo, pero son muy desfavorables en un clima seco, donde la humedad no logra mantenerse en el suelo.

Además, la cama de semillas en el bosque está determinada fundamentalmente por el tipo de hojarasca y el tipo de cubierta vegetal. En el bosque de coníferas, en particular de pinos, se desarrolla una cama de semillas constituida por una capa de acículas que forma, junto con hifas de hongos, una red rígida y dura, que se descompone lentamente y deja muchos intersticios a través de los cuales el agua percola rápidamente, dificultándose la difusión hacia los puntos donde hay semillas y, por lo tanto, la absorción de agua por éstas (Figura 5.12a). Al llegar al período seco, esta hojarasca pierde rápidamente la humedad y la germinación se dificulta. La hojarasca de latifoliadas en general, se descompone e integra más rápidamente y mantiene la humedad (Figura 5.12b). En esta hojarasca se ven favorecidas, especialmente, las semillas grandes, que pueden obtener adecuadamente la humedad en esta cama de semillas.

Para gran parte de la semillas, en especial para aquellas de especies pioneras, es ventajoso en cuanto a la germinación el suelo mineral, porque la infiltración del agua y la aireación son buenas, tiene buena conductividad del calor y menos cantidad de organismos dañinos.

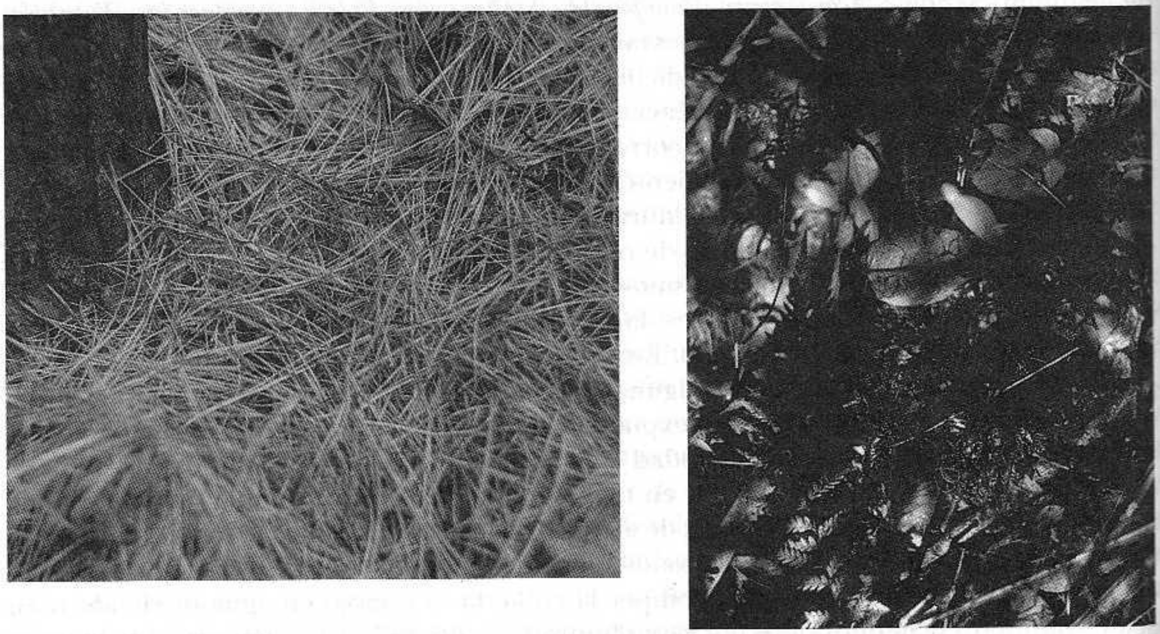


Figura 5.12 – a) *Cama de semillas constituida por las acículas de un bosque de* Pinus radiata. b) *Cama de semillas constituida por hojarasca de latifoliadas en un bosque (Fotografía tomada por Mauro González en 1992).*

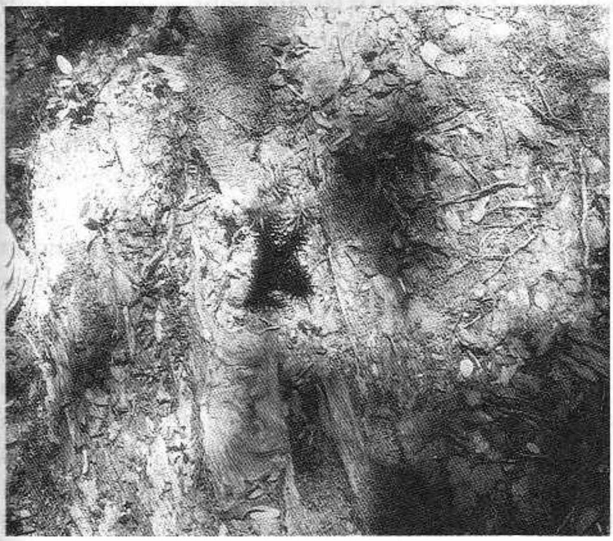


Figura 5.13 – *Tronco caído en el bosque que constituye buena cama de semillas para muchas especies (tronco nodriza). Se aprecian plántulas* Araucaria araucana, Nothofagus dombeyi y N. pumilio *(Fotografía tomada por el autor en 1978).*

En regiones frías, especialmente cuando no hay descomposición adecuada de la materia orgánica, el fuego puede tener un efecto positivo en la cama de semillas en cuanto a la regeneración de algunas especies, debido precisamente a que deja expuesto el suelo mineral, aumenta la luminosidad y temperatura al eliminar la sombra, destruye los refugios de roedores eliminando su presencia del lugar.

La cubierta vegetal, si la hay, tiene influencia indirecta en la germinación a través de su efecto sobre la radiación y, por lo tanto, de la temperatura y de la capacidad evaporativa y mantención de la humedad en las capas superiores del suelo. Para algunas especies los troncos caídos constituyen una buena cama de semillas, debido a que en ellos se combina un sustrato rico en materia orgánica o humus y, al mismo tiempo, expuesto a mayor luminosidad y fuera del efecto de hojarasca sin descomponer y de la cubierta vegetal arbustiva (Figura 5.13).

El grado de latencia varía entre los árboles de una población y entre razas o procedencias de una especie. El supuesto general lógico es que las razas o procedencias de latitudes más polares tienen mayor grado de latencia que aquellas de latitudes más ecuatoriales (Spurr y Barnes, 1980). Sin embargo, eso es así siempre y cuando las razas o procedencias se encuentren a altitudes o en condiciones topográficas similares en toda su distribución latitudinal, lo que frecuentemente no es así. Varias especies propias de los bosques del sur de Chile presentan grados de latencia bastante mayores en las áreas más septentrionales de su rango de distribución, lo que se debe a que en la región mediterránea esas especies, que crecen en condición de clima templado con pocas oscilaciones de temperatura en el sur, son desplazadas hacia altitudes de la Cordillera de los Andes en la región mediterránea, donde encuentran más humedad, pero al mismo tiempo temperaturas medias mínimas menores, e incluso precipitación en forma de nieve. Esa situación se da por ejemplo para *Nothofagus obliqua* (Donoso, 1979a, 1979b), para *Nothofagus dombeyi* (Ordóñez, 1986; Donoso, 1987) y para *Nothofagus alpina* (Werner, 1987; Donoso, 1987).

6. Establecimiento y mortalidad de plántulas

Cumplida la etapa de la germinación de las semillas, sigue el período de crecimiento de las plántulas y pequeñas plantas. Inmediatamente después de la germinación de las semillas, la mortalidad de las pequeñas plántulas es muy alta (Tabla 1.1) y las que sobreviven y entran en un período de crecimiento vigoroso se consideran en ese momento como establecidas. Sin embargo, ese período es muy variable y dependerá de la especie de que se trate y del sitio o medioambiente en que las plántulas se vayan a establecer. Este período puede durar 1 a 3 o más años según los factores indicados y es sin duda uno de los períodos críticos de la vida de las plantas. La mayor parte de los esfuerzos de la silvicultura van dirigidos a lograr un buen establecimiento de las plantas de la o las especies que se deseen, para lo cual es de fundamental importancia conocer la autoecología de cada una de las especies, tanto en lo que se refiere a sus requerimientos de sitio como a las interacciones con otras especies y las adaptaciones correspondientes.

Una vez germinadas las semillas, el individuo entra en el período de plántula, que técnicamente dura hasta que aparecen las primeras hojas normales. Durante este período de establecimiento, Baker (1950) distingue dos etapas, que son especialmente válidas para las coníferas: etapa suculenta y etapa juvenil. En la etapa suculenta los tejidos son delicados y débiles, y susceptibles a diferentes daños; esta etapa puede durar aproximadamente 4 semanas o menos en las especies de rápido crecimiento. Un análisis más detallado del desarrollo anatómico del hipocótilo de las coníferas en esta etapa se puede ver en Baker (1950), Daniel *et al.* (1982) y en Kozlowski (1971). Durante esta etapa las plántulas son especialmente susceptibles a daños y muerte por exceso de calor en el cuello, daño conocido como mancha blanca, que afecta principalmente a plántulas sometidas a pleno sol con altas temperaturas, especialmente al mediodía, con cotiledones muy pequeños que no proyectan sombra o con hipocólitos muy finos y delicados, desarrollada en suelos oscuros o muy secos.

Otro daño que suele ocasionar altísimos porcentajes de mortalidad de plántulas de coníferas, aunque principalmente en vivero y mucho menos en condiciones de regeneración natural, es la conocida como complejo "damping-off", que consiste en el ataque de varios hongos parásitos, entre los que destacan *Rhizoctonia* y *Pythium*, que producen la caída y muerte de las plántulas en forma similar al daño por calor.

Otros daños, a veces importantes, pueden ser producidos en esta etapa por insectos cortadores de hojas o tallos y también cortadores de raíces; entre estos últimos son conocidos los gusanos alambre, larvas de la familia *Elateridae* del orden Coleóptera y los gusanos blancos, larvas de la familia *Scarabeidae* del orden Coleóptera.

Pero probablemente la causa principal de muerte de plántulas en esta etapa se debe a desecación de las capas superficiales del suelo, especialmente en las zonas más áridas (Tabla 1.1) y en suelos que drenan muy rápidamente en zonas más húmedas (Donoso, 1990).

En las latifoliadas esta etapa varía mucho según la especie. En general, las especies con semillas grandes y carnosas tienen una gran reserva de alimentos que permiten rápido y vigoroso crecimiento inicial que hace que la especie supere rápida y exitosamente esta etapa. Algunas de esas especies poseen frecuentemente germinación hipógea y de ellas emerge un epicótilo fuerte que rápidamente desarrolla hojas fotosintetizadoras; otras tienen germinación epígea pero desarrollan grandes cotiledones que, además de fotosintetizar, ejercen un efecto muy importante de moderación de las temperaturas sobre el hipocótilo y el cuello de la raíz. Las especies de semillas pequeñas tienen un período suculento más crítico; generalmente son epígeas y los hipocólitos y cotiledones suelen ser muy pequeños; casos extremos son los de *Weinmannia trichosperma* y *Caldcluvia paniculata*, cuyas semillas son casi microscópicas y producen, por lo tanto, una plántula extremadamente pequeña, que tiene dificultades para establecerse si no cuenta con el sitio y la protección adecuados (Figura 5.14).

Pasada la etapa suculenta, la planta entra en la etapa juvenil. Las características de desarrollo y sobrevivencia de las plantas dependen del tipo de especie de que se trate. Spurr

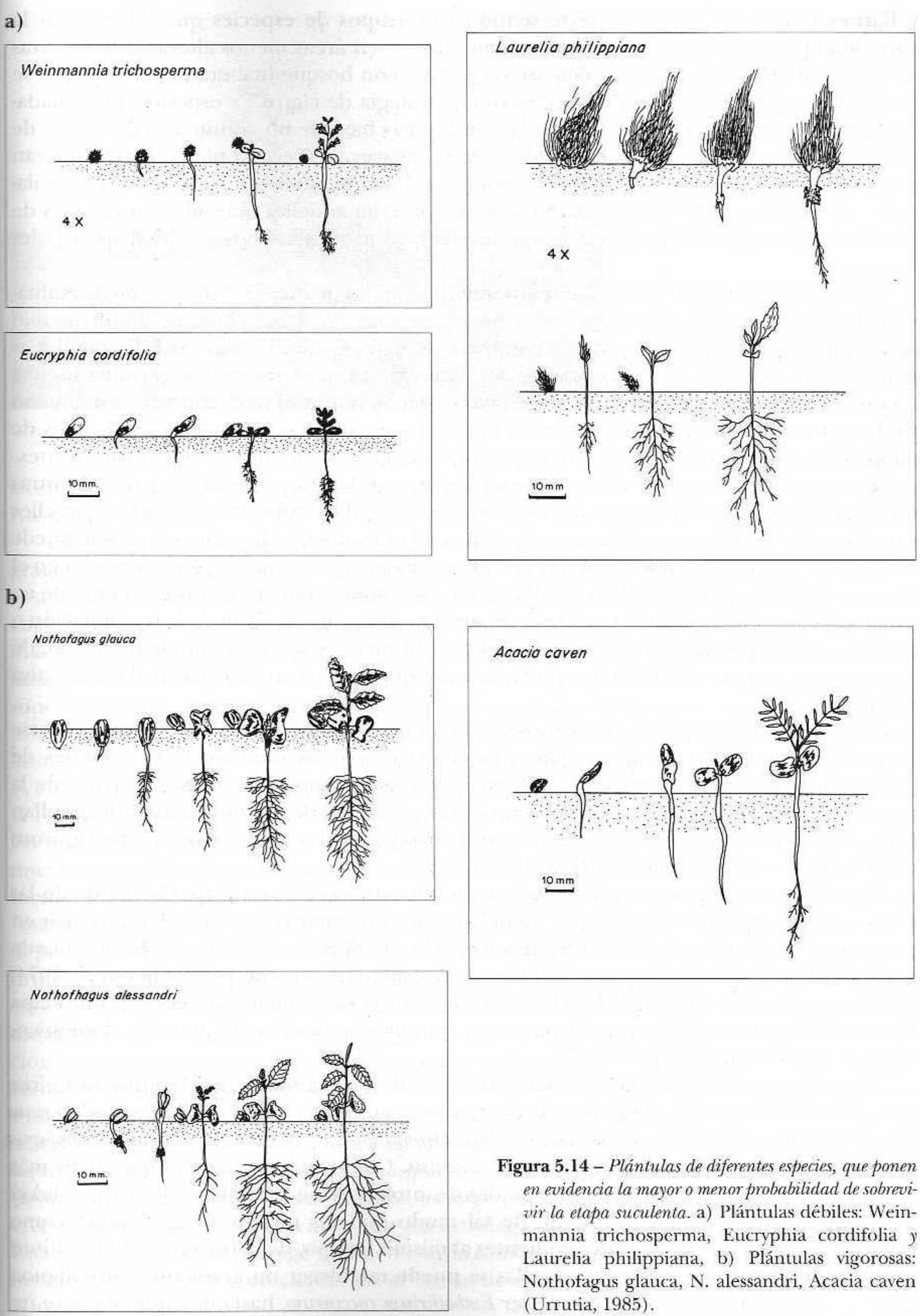

a)
Weinmannia trichosperma
4 X
Eucryphia cordifolia
10 mm.
Laurelia philippiana
4 X
10 mm
b)
Nothofagus glauca
10 mm.
Acacia caven
10 mm
Nothofhagus alessandri
10 mm.

Figura 5.14 – *Plántulas de diferentes especies, que ponen en evidencia la mayor o menor probabilidad de sobrevivir la etapa suculenta.* a) Plántulas débiles: Weinmannia trichosperma, Eucryphia cordifolia y Laurelia philippiana, b) Plántulas vigorosas: Nothofagus glauca, N. alessandri, Acacia caven (Urrutia, 1985).

y Barnes (1980) establecen en este sentido tres grupos de especies que difieren en la capacidad para establecerse en áreas más alteradas o en áreas menos alteradas o, en otras palabras, en áreas más abiertas o en áreas cerradas con bosque inalterado; tales grupos se refieren a: especies "pioneras"; especies con "estrategia de claros"; y especies "extremadamente tolerantes a la sombra". Sin duda se trata más bien de un continuo o gradiente de tolerancia a la sombra que va desde las especies capaces de crecer a plena luz, que logran establecerse en sitios abiertos con condiciones medioambientales extremas y fuertes oscilaciones de la temperatura, humedad, luz y viento; hasta aquellas que sólo son capaces de crecer y establecerse bajo condiciones de sombra, protegidas por el dosel de árboles mayores.

Las especies **pioneras** poseen necesariamente semillas pequeñas o aladas, con diseminación por viento, que para tener éxito necesitan caer en áreas abiertas, donde tienen suficiente luz y el suelo mineral está expuesto en algún grado. La cantidad de semillas es generalmente grande y un alto porcentaje, o una gran cantidad de ellas, germina rápidamente. El crecimiento posterior de las plantas es también muy rápido, tanto en penetración de las raíces al suelo como en altura del tallo. Estas especies tienen distintos grados de adaptación a las condiciones rigurosas que implican generalmente estos medio ambientes.

Las especies pioneras no tienen comúnmente gran competencia de parte de otras especies, particularmente en las primeras etapas de su desarrollo; la mortalidad que ellos experimentan se debe especialmente a la sequedad y al aumento de temperatura que puede ocurrir con posterioridad a la etapa suculenta, a medida que avanza la primavera y luego el verano. Sin duda los niveles de mortalidad por esas causas cambiarán consistentemente en función de la latitud y altitud, que determinan el monto y distribución de la precipitación o en función del tipo de suelo y su capacidad de infiltración y de retención de humedad, de los vientos y, en general, del conjunto de factores que conforman la capacidad evaporativa del aire.

Por otro lado, el efecto de todos esos factores que producen mortalidad podrá atenuarse por adaptación de las semillas y plántulas. Por ejemplo las semillas de las especies de *Nothofagus obliqua, Nothofagus alpina* y *Nothofagus dombeyi* propias de razas o de parte de la variación clinal de los sectores más nortinos y más secos, son de mayor tamaño y desarrollan tallos, cotiledones y raíces más grandes, profundos y con crecimiento inicial más vigoroso que las de más al sur (Donoso, 1979a, 1979b, 1987).

Otro tipo de daño que puede tener cierta importancia en esta etapa de la vida de las plantas pioneras está constituido por las heladas fuera de época que se pueden producir en primavera; localmente, bajo condiciones de suelos arcillosos y desnudos la helada puede producir descalce de las pequeñas plantas y, eventualmente, su muerte (Daubenmire, 1974; Donoso, 1981a). Quizás uno de los efectos de deterioro y mortalidad más serios de esta etapa de las plantas es causado por el pastoreo, ramoneo y pisoteo del ganado doméstico, especialmente vacuno (Figura 5.15).

Especies introducidas como el Ciervo rojo, pueden ser también muy dañinas (Ramírez *et al.*, 1982; Veblen *et al.*, 1989). Son de tipo pionero entre las especies chilenas, *Embothrium coccineum, Lomatia hirsuta, Nothofagus dombeyi, Drimys winteri, Nothofagus obliqua, Nothofagus antarctica, Fitzroya cupressoides, Austrocedrus chilensis.* Como se indicaba algunas líneas más arriba, estas especies tienen diferentes grados de intolerancia a la sombra y de adaptabilidad a las condiciones de campo abierto, de tal modo que sus niveles de agresividad como pioneras son muy diferentes y dependientes al mismo tiempo, de la región, latitud y altitud del territorio de que se trate. Entre ellas se puede establecer un gradiente entre alguna especie muy intolerante, como puede ser *Embothrium coccineum,* hasta una que requiere un

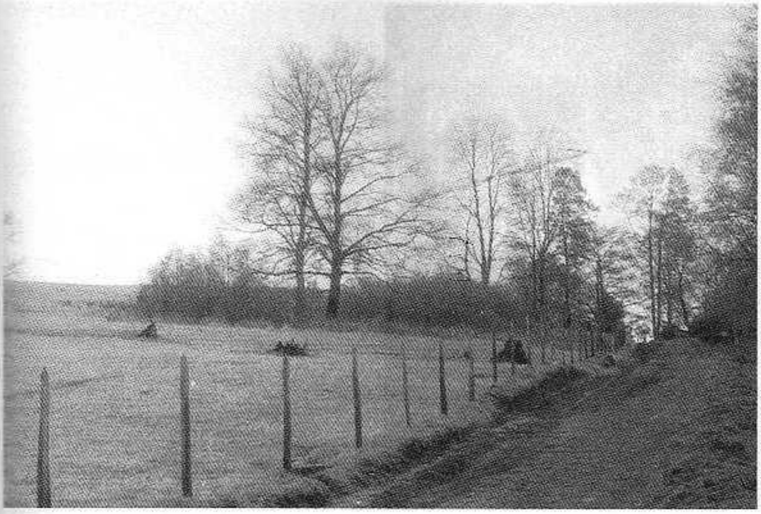


Figura 5.15. – *Acción del ganado vacuno en plantas de regeneración de* Nothofagus obliqua *(Foto de M. González tomada en 1992 en la Cordillera de los Andes en Valdivia.*

cierto grado de protección lateral de sombra para obtener un mejor desarrollo, como es *Nothofagus obliqua.*

Las especies conocidas como con **estrategia de claros** son aquellas que poseen un cierto grado de tolerancia a su condición de plantas jóvenes que les permite germinar y establecerse adecuadamente cuando se produce un claro en el bosque debido a muerte y caída, por cualquier factor o causa, de un grupo de árboles. Muchas de las especies pioneras señaladas más arriba pueden desarrollarse en claros producidos en el bosque, pero ellos deben ser de tamaño suficiente de tal modo que las jóvenes plantas puedan alcanzar la luz de los doseles superiores antes de que éstos se cierren; por ejemplo, *Nothofagus dombeyi,* una especie intolerante y típicamente pionera puede establecerse en claros en los bosques, pero con bastante dificultad si estos claros no son muy grandes o si no logra establecerse sobre troncos (Veblen *et al.*, 1981; Uebelhor, 1984; Henríquez, 1985). Especies como *Nothofagus obliqua* son del mismo tipo que *Nothofagus dombeyi,* y pueden adaptarse quizás a claros un poco menores. En una posición parecida puede ubicarse también a *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus glauca,* mientras que *Nothofagus alpina,* lo mismo que *Eucryphia cordifolia* se adaptan a claros bastante menores en el bosque, pudiendo considerarse más definidamente como especies con "estrategia de claros" (Figura 5.16). La sobrevivencia de la mayor parte de estas especies depende de la mantención de una humedad suficiente en el suelo durante el verano del primer año y del grado de protección, debido a que la retención de una humedad adecuada está asociada a menudo con condiciones de sombra (Wardle, 1984). Algunas especies tienen todas las características de especies pioneras en cuanto a sus semillas, forma de diseminación, etc., pero requieren de protección durante su primera etapa juvenil, probablemente como una forma de mantener una humedad suficiente en el suelo. Por ejemplo, *Weinmannia trichosperma,* que desarrolla una plántula muy pequeña y débil se establece en campos abiertos, pero sobrevive su primera etapa de crecimiento protegiéndose bajo los bordes de las frondas del helecho *Lophosoria quadripinnata,* que ocupa, a veces densamente, esas áreas (Donoso, 1990b). Pasado cierto tamaño, emerge por sobre las frondas y logra continuar su crecimiento. También parecen ocupar esa estrategia *Nothofagus nitida* y *Eucryphia cordifolia.* Esta última especie se protege también con la sombra de las bambúceas *Chusquea spp.,* que invaden áreas abiertas, creciendo en el borde de ellas o donde dejan pasar suficiente luz (Donoso, 1990b).

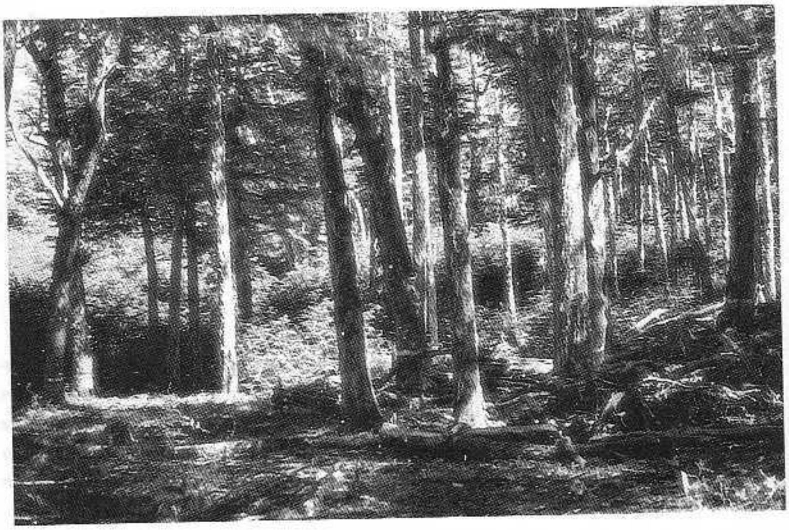


Figura 5.16 – *Claros en el bosque donde se desarrollan especies con "estrategia de claros" como* Nothofagus pumilio *(Fotografía tomada por el autor en 1979).*

Es posible visualizar la ocurrencia de un gradiente de "tolerancias a la sombra", a diferentes niveles de humedad y a otros factores que se combinan de distintas maneras para otorgar estrategias diferentes a las especies para sobrevivir este período juvenil. El gradiente de tolerancias a la sombra, muy relacionado con los requerimientos de humedad pasa en forma suave desde una condición de especies con estrategia de claros que, al mismo tiempo, son capaces de actuar como pioneras, como *Eucryphia cordifolia* y *Nothofagus alpina* (Veblen *et al.*, 1979b; Veblen *et al.*, 1981), a una condición de especies que son tolerantes a la sombra, pero cuya tendencia es aprovechar claros de tamaños relativamente pequeños, frente a los cuales reaccionan creciendo con mucha rapidez, como *Laurelia philippiana* y *Laurelia sempervirens* (Veblen *et al.*, 1979a; Veblen *et al.*, 1981), y hasta llegar a especies extremadamente tolerantes a la sombra que se establecen bajo el dosel a veces con millones de plantas. Entre estas últimas especies es destacable *Aextoxicon punctatum* y también se pueden contar entre ese tipo de especies a *Podocarpus nubigena, Saxegothaea conspicua, Amomyrtus luma* y *Amomyrtus meli*, además de muchas especies menores que no sobrepasan las clases de copa intermedias. *Persea lingue* es un caso de especie con gran tolerancia a la sombra, pero que tiende a preferir el establecimiento en pequeños claros (Veblen *et al.*, 1979a); sin embargo, no resiste la liberación aumentando su velocidad de crecimiento como *Laurelia philippiana* sino que, por el contrario, se seca y muere cuando aumenta fuertemente la luminosidad. Estas especies, en general, están adaptadas a penetrar gradualmente en los doseles superiores, ocupándolos a medida que los árboles mayores mueren o caen por efectos exógenos naturales.

En estos dos últimos tipos de plantas, la cantidad de luz o sombra será un factor importante causante de mortalidad, y también el daño provocado por ganado doméstico. Los daños provocados por insectos, enfermedades y animales silvestres como roedores o aves de la hojarasca, son más bien de escasa importancia.

CAPÍTULO VI

CRECIMIENTO Y DESARROLLO

1. Introducción

Desde el momento en que se inicia el proceso de la germinación la planta empieza realmente a crecer (Figura 5.10 y Figura 5.11). El crecimiento es el incremento gradual de tamaño de un organismo, población u objeto en un determinado período. El proceso de crecimiento y de desarrollo de los diferentes tejidos y órganos del árbol se inicia en ese momento y prácticamente sólo termina con la muerte del individuo. En el sentido longitudinal el árbol experimenta un crecimiento primario, a partir de los puntos de crecimiento en los ápices de raíces y tallos, que se manifiesta en el alargamiento de las raíces en dirección hacia el interior de la tierra y en el crecimiento en altura del fuste y de las ramas. Pero al mismo tiempo tallos y raíces inician un crecimiento en diámetro, que se origina en el cambium y que constituye el crecimiento secundario. La fisiología de este importante proceso se encuentra en la literatura especializada (Kramer y Kozlowski, 1960; Kozlowski, 1971; Zimmermann y Brown, 1971) y aspectos de interés silvicultural se encuentran en Baker (1950) y Daniel *et al.* (1982).

Los árboles poseen diferentes tasas o velocidades de crecimiento según la especie y, al mismo tiempo poseen diferentes velocidades de crecimiento en las distintas etapas de su vida (Figura 6.6). La velocidad de crecimiento inicial, es decir, propia de la etapa de plántula y de la etapa juvenil, es de extraordinaria importancia para el establecimiento y sobrevivencia de la especie. Un individuo intolerante que crece rápidamente en un campo abierto, superará en altura a sus competidores de la misma y otras especies, alcanzando la luz en mejor forma y, por lo tanto, logrando más producto de fotosíntesis y desarrollando así mejor todos los órganos y todas las funciones que ellos cumplen. Los individuos requirentes de luz que crecen en claros en el bosque, necesitan crecer rápidamente en sus etapas iniciales para superar el crecimiento de los arbustos y de las especies tolerantes y alcanzar la luz que llega al dosel superior antes que éste se cierre. Es de capital importancia entonces conocer las tasas de crecimiento de las especies en sus diferentes etapas de vida, para efectos de ser capaces de predecir el desarrollo de las estructuras y objetivos deseados. Superada la etapa de crecimiento definitivo de la planta, interesa conocer sus tasas de crecimiento en altura y en diámetro, si los objetivos son de producción de madera, las variaciones genéticas que ellas presentan y la forma cómo el medio ambiente, incluida la competencia, influyen sobre ellas y qué acción puede realizar el silvicultor para modificar esas influencias.

Los crecimientos primario y secundario de tallos y raíces se combinan de manera tal que determinan una forma del árbol que es característica para los diferentes tipos de especies, pero que dentro de cada especie presenta variaciones que dependen del hábitat o medio ambiente en que crecen. Las coníferas en general, pero especialmente aquellas que crecen en medio ambientes rigurosos, como los de altas latitudes o tierras altas cordilleranas, tienen formas cónicas muy estilizadas, que constituyen adaptaciones genéticas a esos medio ambientes. Esa forma, típica de los individuos de *Fitzroya cupressoides* de áreas altas de la cordillera (Figura 1.1), y también de *Pilgerodendron uviferum* y de *Austrocedrus chilensis*, constituyen una forma de crecimiento conocida como **excurrente**. Sin embargo, otras coníferas adaptadas a condiciones más áridas, como muchos pinos del hemisferio norte, y en especial del sur de EE.UU., poseen copas redondeadas. Por otra parte, las coníferas del género *Araucaria* poseen una forma particular, prácticamente única de ellas, que es de tipo esencialmente genético, puesto que las condiciones medioambientales de especies de forma tan parecida, como *Araucaria araucana* que habita en medio cordillerano de nieve y viento, y *Araucaria angustifolia*, que habita en climas subtropicales típicos, son tan extremadamente diferentes. Pero, además influye en la forma la competencia, que es otro factor del hábitat; por ejemplo *Pinus radiata* creciendo en un bosque tiene una forma típica de Conífera que se pierde en gran medida al crecer aislado en campo abierto.

Gran parte de las latifoliadas caducifolias tienen un crecimiento llamado **decurrente** o **delicuescente**, caracterizado por una bifurcación repetida de la ramificación, en desmedro del desarrollo de un tronco principal. En la mayor parte de las latifoliadas chilenas y del sur de Argentina, esa forma de crecimiento puede encontrarse en condiciones de crecimiento aislado en campo abierto; en el bosque, en cambio, el crecimiento se caracteriza, en general, por un tronco único con ramas pequeñas, con una copa pequeña redondeada en el ápice de los fustes.

2. **Crecimiento de la raíz**

El primer órgano que aparece desde la semilla durante la germinación, iniciando el crecimiento en longitud de la planta, es la radícula, la cual crece en longitud a partir de las divisiones celulares producidas en su ápice de crecimiento, ubicado en el extremo. A partir de muy temprano se inicia la formación de raíces secundarias y raicillas. Al crecimiento primario en longitud lo acompaña un crecimiento secundario o cambial, que permite que las raíces aumenten de diámetro y se hagan leñosas al igual que los tallos. Con el tiempo se formará un sistema radical constituido por raíces principales gruesas y a veces de larga extensión, que puede crecer en profundidad, en los tipos pivotantes, o en forma horizontal, en los tipos de raíces extendidas. Del mismo modo que en la ramificación aérea, cada cierto espacio surgen desde las raíces principales, raíces laterales o secundarias, que a su vez pueden dar origen a raíces terciarias, formando así varios órdenes de raíces leñosas y perennes. Este sistema de raíces sostiene, a su vez, a una gran masa de raicillas y pelos radicales o absorbentes de corta vida, que cumplen la función de absorción de agua y nutrientes, asociados en muchas especies con hongos micorrízicos.

Las coníferas y las latifoliadas difieren, en general, en sus sistemas radicales, especialmente en el sentido que las últimas han desarrollado sistemas más extensos y eficientes en cuanto a la capacidad de absorción de agua y nutrientes. Las características de las raíces en cuanto a forma y estructura varían mucho entre especies, e incluso entre individuos de la misma especie, porque son, por una parte controladas genéticamente y, por otra, las condiciones medioambientales influyen claramente sobre esas características. Así es como se considera que, en general, las especies de semillas grandes, con gran cantidad de reservas de nutrientes, tienden a desarrollar raíces principales pivotantes; se citan como ejemplos las especies de los géneros *Quercus, Castanea, Junglans* y otras, pero también se atribuye esta característica al género *Pinus*, que no siempre posee semillas de gran tamaño. Se atribuye el desarrollo de ese tipo de raíz principalmente a especies adaptadas a climas caracterizados por veranos secos.

De acuerdo con estos elementos, las especies chilenas adaptadas a la región mediterránea deberían tener raíces pivotantes, lo que ocurre con frecuencia, pero no siempre ligado a semillas de gran tamaño. Por ejemplo *Quillaja saponaria*, especie de semilla relativamente pequeña, alada, es del tipo de especie de raíces profundas, pivotantes (Riveros *et al.*, 1976). En realidad, en esas condiciones medioambientales, las adaptaciones de las especies son muy variadas y no responden a un patrón fijo; *Cryptocaria alba*, por ejemplo, que crece en esa región y posee semillas grandes insertas en una drupa, desarrolla raíces relativamente superficiales, pero a la vez restringe su distribución a condiciones de sitio de mayor humedad, como quebradas y exposiciones sur (Martínez y Armesto, 1983). Algunas especies tolerantes que se desarrollan en bosques húmedos del sur de Chile bajo el dosel superior, como *Persea lingue* y *Aextoxicon punctatum* poseen semillas grandes en drupas y raíces pivotantes, probablemente como una adaptación para evitar la competencia de las raíces superficiales muy extendidas de las especies pioneras que ocuparon antes el área, utilizando agua y nutrientes de capas más profundas del suelo.

Otro factor del sitio determinante de la forma y estructura de las raíces es la napa freática. Las especies que crecen en sitios con napas freáticas altas o con fluctuaciones importantes de ellas (Figura 6.1) o cerca de las riberas de cursos de agua, tienden a poseer raíces superficiales que evitan quedar en el agua por largos períodos; por el contrario, especies que crecen en regiones secas con napas freáticas a mucha profundidad desarrollan raíces pivotantes a veces increíblemente profundas para alcanzarlas hasta más de 20 metros, como en el caso de *Prosopis chilensis* (Consigny, comunicación personal), o *Prosopis tamarugo* en las zonas desérticas del norte de Chile. Las especies que crecen en zonas secas con lluvias escasas y esporádicas, y sin napas freáticas alcanzables, desarrollan generalmente raíces muy superficiales y extendidas, con el objeto de captar rápida y eficientemente las aguas de lluvia que, generalmente, sólo mojan la superficie y alcanzan muy poca profundidad en las capas superficiales del suelo. Algo similar ocurre con las especies que crecen en suelos arenosos.

En la Figura 6.2 se muestra la gran diversidad de tipos de raíces que presentan las especies forestales en función de suelos y características de la napa freática diferente, según lo descrito por Wilde (1958).

Algunas especies desarrollan raíces aéreas, como una estrategia de regeneración y sobrevivencia. Por ejemplo, las semillas de *Pseudopanax laetevirens*, árbol de pequeño tamaño del tipo forestal siempreverde del sur de Chile, germinan frecuentemente en bifurcaciones con acumulación de materia orgánica, o huecos en troncos de grandes árboles viejos y con cierto estado de descomposición. Desde esa posición, a veces a 10 o 15 metros de altura, las raíces de *P. laetevirens* crecen deslizándose por el tronco hacia abajo hasta que llegan al suelo

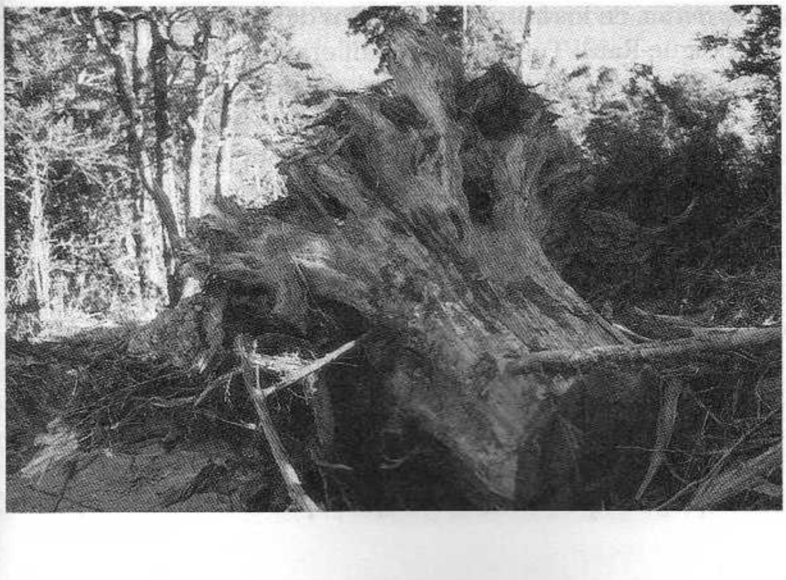


Figura 6.1. – *Raíces superficiales de* Fitzroya cupressoides *debido a su crecimiento en suelos muy poco profundos y con mal drenaje, lo que favorece su caída por efectos de viento. (Fotografía tomada por Mauro González en 1992).*

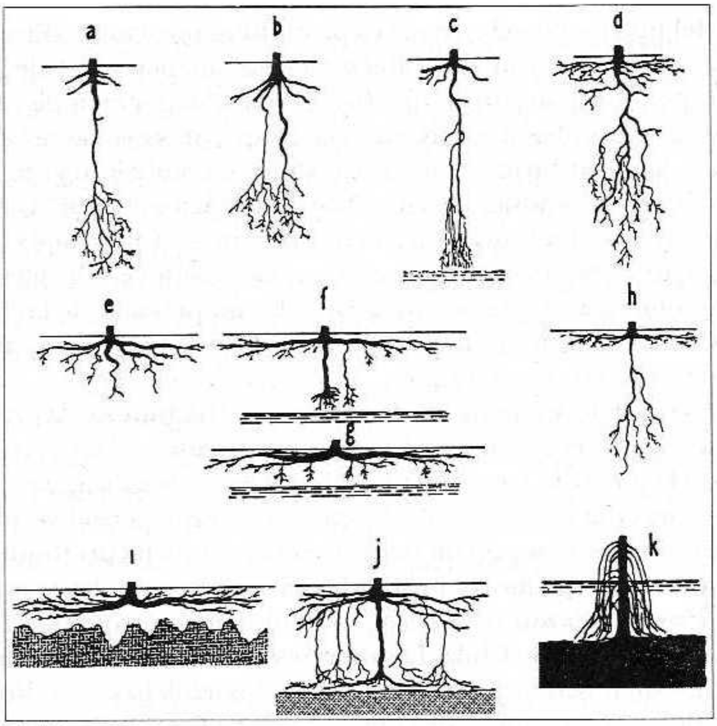


Figura 6.2. – *Modificaciones experimentadas por las raíces de los árboles forestales según las condiciones del sitio en que crecen. (Wilde, 1958). a=Raíz pivotante con escasas raíces laterales propias de suelos arenosos gruesos y texturas finas en profundidad; b=Raíz con grandes raíces primarias y secundarias y escasas laterales en suelos arenosos gruesos con texturas finas en profundidad; c=Raíz pivotante con largos manojos de raicillas, morfología inducida por un borde capilar extendido; d=Collar de raíces laterales superficiales y malla profunda de raíces fibrosas delineando una capa intermedia de material poroso; e=Raíz aplanada con grandes primarias y secundarias formadas en arcilla sobre una capa arenosa; f=Raíz plato formada sobre una napa freática más o menos profunda; g=Raíz plato desarrollada en suelos orgánicos con una napa freática superficial; h=Raíz dual (o bimórfica) con una corona tipo plato y una pivotante, característica de suelos lavados cuya superficie es rica en materia orgánica; i=Raíz plato con raíces secundarias organotrópicas, típica de latifoliadas en suelos muy lixiviados con humus mor; j=Dos raíces platos paralelas conectadas por raíces verticales, típicas de suelos con duripan; k=Neumatóforos o raíces respiratorias de los árboles de manglares.*

penetrando en él (Figura 6.3). En ocasiones al árbol viejo muere y se descompone y los individuos de *P. laetevirens* se mantienen en pie con sus raíces expuestas (Donoso *et al.*, 1984b). La conífera *Saxegothaea conspicua*, en los bosques húmedos del tipo forestal siempreverde y también del tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa en la Cordillera de los Andes, en el sur de Chile, cuando envejece y su tronco se descompone ahuecándose, desarrolla raíces aéreas, las que descienden a lo largo del interior del tronco hueco hasta penetrar al suelo, prolongando de ese modo quizás por muchos cientos de años la vida del mismo individuo (Veblen *et al.* 1981; Donoso *et al.*, 1984b) (Figura 6.4).

Generalmente las raíces de los árboles de clima templado inician su crecimiento al principio de la primavera o a fines del invierno y continúan creciendo hasta fines de otoño (Spurr y Barnes, 1980) e incluso hasta casi fines de invierno (Smulders, 1988) (Figura 6.5). Sin embargo, de acuerdo con Kramer y Kozlowski (1960), las raíces no poseen un período de latencia inherente, sino que pueden crecer ininterrumpidamente todo el año si las condiciones del suelo y la actividad fotosintética del follaje son favorables. En la Figura 6.5 se observa que el período de crecimiento de la raíz de *N. dombeyi* se inicia en invierno, bastante antes que el de *N. alpina*, quedando un período muy breve de latencia. La condición de siempreverde de *N. dombeyi*, a diferencia de *N. alpina* que es caducifolia, puede

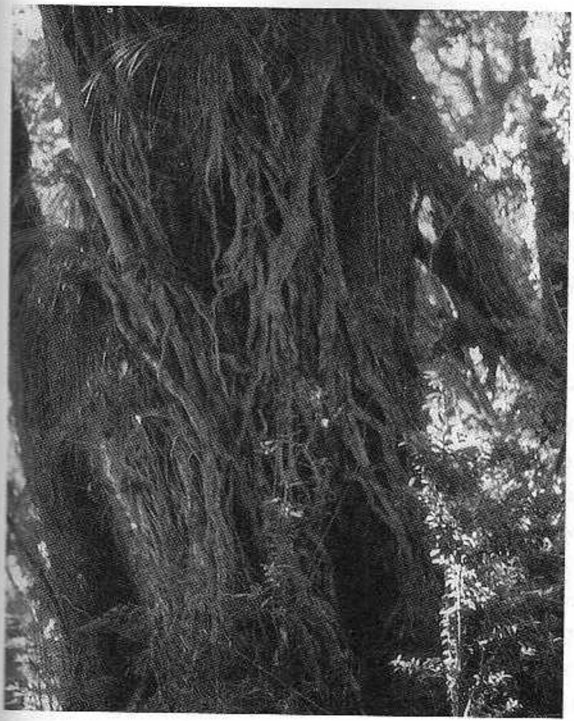


Figura 6.3. – Pseudopanax laetevirens *mostrando raíces aéreas, después de establecerse como epífito sobre un árbol de* Eucryphia cordifolia; *se aprecia también al* epífito Poe *o* Chupalla (Fascicularia bicolor) *típico de árboles senescentes. (Fotografía tomada por el autor, 1984).*

Figura 6.4. – *Raíces aéreas de* Saxegothaea conspicua *creciendo en el interior de un viejo árbol podrido. (Fotografía tomada por el autor en 1984).*

ser responsable de este menor período de latencia originado por un follaje capaz de fotosintetizar todo el año.

Las condiciones más favorables para el desarrollo de las raíces ocurren para la mayoría de las especies en primavera o a principios de verano y en otoño, períodos en que la humedad es todavía suficiente y las temperaturas son moderadas. Los factores más limitantes para el desarrollo de las raíces parecen ser los bajos contenidos de humedad, situación que se da en verano y las bajas temperaturas, que ocurren en invierno. El cese del crecimiento de la raíz en agosto para *N. dombeyi* y *N. alpina* coincide con la temperatura media mensual más baja de ese período (8,6°C) (Smulders, 1988).

En la Figura 6.5 se observa también que el crecimiento de la raíz se inicia a veces antes que el del tallo, como sucede en *N. dombeyi* y que continúa un largo tiempo después que el crecimiento del tallo ha terminado, como acontece tanto en *N. dombeyi* como en *N. alpina*.

Elementos de interés especialmente silvicultural son tratados por Daniel *et al.* (1982). En

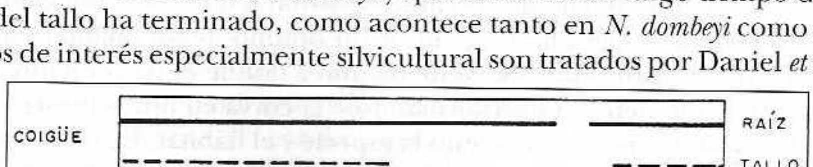


Figura 6.5. – *Periodicidad de crecimiento de raíz y tallo en plántulas de un año de* Nothofagus dombeyi *y* N. alpina *(De Smulders, 1988).*

el texto que precede a éste (Donoso, 1981a) se trata el tema en lo que se refiere a las relaciones de la raíz con el medio ambiente físico y biótico.

3. **Crecimiento del tallo**

Casi simultáneamente con la iniciación del crecimiento de la radícula, se inicia el crecimiento en longitud del tallo a partir de los primordios o ápices de crecimiento ubicados en las yemas. Los patrones de crecimiento del tallo de las plantas son variables y dependen de la especie de que se trate y del medioambiente. En general se citan tres tipos de crecimiento para las especies forestales, según el momento en que se inicia el crecimiento o brotación de las yemas y el momento en que termina al formarse las yemas que quedan latentes en espera del siguiente período de crecimiento. Según Daniel *et al.* (1982), estos tres tipos de crecimiento son: crecimiento libre, crecimiento fijo y crecimiento fijo y libre combinados. Zimmermann y Brown (1971) agregan un cuarto tipo o patrón de crecimiento.

El crecimiento libre consiste en la capacidad de algunos tallos en ciertas especies de crecer en forma continua o muy prolongada. En estos tallos no se forma una yema en latencia propiamente tal. Un caso de crecimiento libre es la formación de "colas de zorro" en *Pinus radiata* en que claramente el crecimiento en longitud del tallo es continuo y no se forman yemas laterales. Este tipo de crecimiento se da en climas templados con condiciones muy favorables, en los cuales no hay serios problemas de peligro de heladas, de modo que no hay presión de selección que favorezca el aborto de ápices de crecimiento, y donde hay suficiente humedad de modo que no hay presión para el cese del crecimiento con el objeto de evitar la sequía.

El crecimiento fijo se produce principalmente en especies que crecen en altas latitudes; el inicio del crecimiento en esas zonas se produce en primavera o a principios de verano, y posteriormente se forman las yemas que quedan en latencia hasta el período siguiente. El momento de inicio del crecimiento de las yemas depende en gran medida de las condiciones ecológicas del hábitat de la especie o raza de que se trate.

El crecimiento libre y fijo combinado consiste en una mezcla de elongación de las yemas de primavera en un esquema de crecimiento fijo, seguido por el de uno o varios brotes de verano, que corresponden al crecimiento libre. Cuando las condiciones para el crecimiento son periódicamente favorables, se producen golpes o rachas de crecimiento recurrente durante la estación de crecimiento, con formación de yemas entre cada racha de crecimiento.

En los seres vivos, el crecimiento se ajusta a una curva sigmoidea general que presenta variaciones en función de las características genéticas, o genotipo del individuo o de la especie y según el medioambiente en que ese genotipo se desarrolle (Figura 6.6).

Este tipo de curvas refleja el crecimiento acumulado en el que se distinguen tres etapas de crecimiento: un período inicial de crecimiento juvenil, que suele ser lento, un período en que el crecimiento se acelera hasta alcanzar un óptimo denominado también como el gran período de crecimiento, y una etapa de madurez donde el crecimiento decrece hasta que alcanza la máxima dimensión transformándose la curva en una asíntota.

La longitud de cada período varía según la especie y el hábitat. En las especies forestales el período juvenil generalmente es corto; la duración de este período y la velocidad del crecimiento durante él son muy importantes para la sobrevivencia de algunas especies, particularmente para aquellas pioneras que deben competir por luz con pastos u otras especies, así como también para superar con rapidez el período de debilidad frente a daños por enfermedades. Sin embargo, las especies tolerantes experimentan frecuentemente un período de lento crecimiento juvenil debido a la sombra, que puede durar muchos años. El período del gran crecimiento o crecimiento óptimo corresponde a aquel en que se acumula

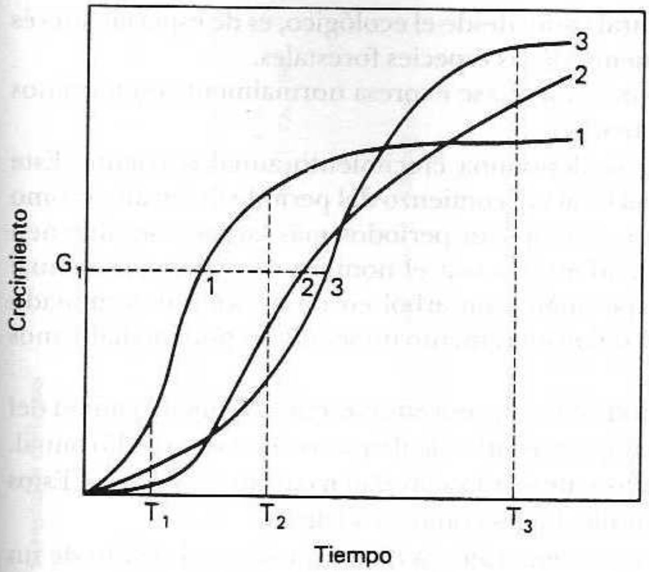


Figura 6.6. – *Curvas de crecimiento teóricas que representan a tres especies o a tres genotipos distintos o a tres medio ambientes diferentes para un mismo genotipo (De Daniel et al., 1982).*

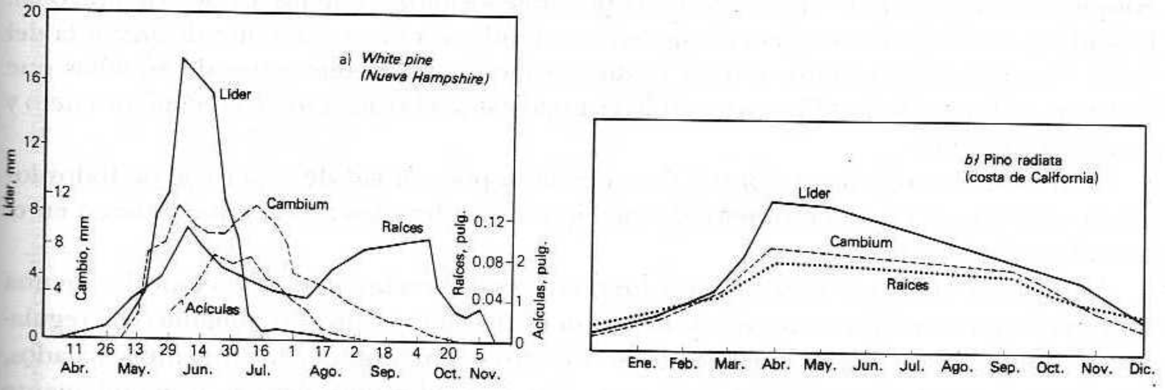


Figura 6.7. – *Patrones de crecimiento en longitud del tallo y de las raíces y en diámetro del tronco en especies de:* a) Pinus lambertiana *en condiciones rigurosas de medio ambiente y* b) Pinus radiata, *en condiciones favorables (Adaptado de Kramer y Kozlowski, 1960).*

la mayor parte del crecimiento. El período de madurez es aquel en que disminuye la productividad y se inicia el envejecimiento, período que puede durar tanto como la longevidad que posea la especie.

Durante todo el período en que el árbol crece en longitud, también lo hace en diámetro sobre la base del crecimiento secundario a partir del cambium, el que sigue patrones similares al del crecimiento en longitud.

Del mismo modo que en el crecimiento de las raíces, también existe una periodicidad en el crecimiento de los tallos en longitud y en diámetro que, naturalmente, depende de la especie y del medio ambiente. En condiciones rigurosas, con períodos cortos de crecimiento, éstos se distribuyen en los períodos favorables en algunos meses o estaciones del año (Figura 6.7a). En condiciones muy favorables se puede producir un crecimiento continuo, durante todo el año, tanto en longitud como en diámetro y en raíces, como ocurre con *Pinus radiata* en California y con seguridad en Chile (Figura 6.7b).

Una discusión detallada del crecimiento en altura, variable importante en la evaluación del sitio, en diámetro y en volumen de los árboles así como de los rodales, especialmente desde el punto de vista silvicultural, se encuentra en Baker (1950) y en Daniel *et al.* (1982).

Tanto desde el punto de vista silvicultural como desde el ecológico, es de especial interés conocer las tasas o velocidades de crecimiento de las especies forestales.

En árboles maduros el crecimiento o incremento se expresa normalmente en términos de volumen en relación a un período de tiempo.

El incremento alcanzado en un año se denomina crecimiento anual corriente. Este concepto es la diferencia de dimensiones al final y al comienzo del período de un año. Como es difícil medir el crecimiento año a año, se emplean períodos más largos y se obtienen promedios anuales; a este promedio se le identifica con el nombre de crecimiento anual periódico. Esto es el crecimiento que experimenta un árbol en un período determinado partido por el número de años del período. Si el incremento no se calcula por año hablamos de crecimiento periódico.

Por conveniencia, el crecimiento periódico se expresa en referencia al inicio o mitad del período. Al incremento medio anual a cualquier edad se le llama crecimiento medio anual. Éste se determina dividiendo el crecimiento acumulado a la edad **n** partido por **n** años. Estos conceptos son aplicables tanto a árboles individuales como a rodales.

Otro concepto importante de señalar para entender la dinámica de crecimiento de un bosque, es el crecimiento en relación a la posición sociológica de los árboles de un rodal. Los árboles individuales en general siguen una tendencia de crecimiento distinta a la del rodal. Crecimientos basados sólo en el dosel superior serán diferentes de aquellos que incluyen el dosel inferior. En este sentido es importante el concepto de crecimiento neto y crecimiento bruto.

Se denomina crecimiento bruto al crecimiento por unidad de superficie de todos los árboles del área. Crecimiento neto es aquel que no incluye los árboles que mueren en el período (mortalidad).

Es importante conocer estas tasas y los patrones de crecimiento de las especies de una comunidad para entender las variaciones de su estructura y el proceso dinámico de regulación del establecimiento. Al igual que todos los otros elementos del crecimiento señalados, su velocidad es también inherente a las especies, pero al mismo tiempo, tremendamente modificable por el medio ambiente, como son los microclimas, el suelo, la topografía y la competencia con otras especies, que en Chile varían enormemente, como se ha señalado en otros capítulos de este libro, sobre todo específicamente en el número 1. Gran parte de las especies ocupan una variedad de hábitat o sitios, por lo que son de esperar variaciones consistentes en las tasas de crecimiento que se pueden encontrar para una misma especie.

Para las especies forestales nativas existe una información más bien escasa en este aspecto y, sobre todo, existe poca claridad en cuanto a la enorme variabilidad a que nos hemos referido y de la potencialidad de crecimiento de muchas especies en condiciones medioambientales adecuadas. Las variaciones son tan impresionantes a veces que, por ejemplo en *Drimys winteri*, existen diferencias de crecimiento en diámetro de 2,5 mm al año y 2,96 m^3/Ha/año para algunos renovales de la Cordillera de la Costa de Valdivia (Gunckel, 1980; Tapia, 1982) y de 2 cm o más de crecimiento en diámetro y más de 30 m^3/Ha/año en sectores de la Cordillera de los Andes en los 41° Lat. sur (Balharry, 1984; Navarro, 1992) y de la Isla de Chiloé (Sánchez, 1986; Corvalán, 1977). Referencias y antecedentes de muy distinta índole relacionados con los crecimientos de varias especies chilenas se pueden encontrar para las especies *Nothofagus alpina, Nothofagus obliqua, Nothofagus dombeyi, Nothofagus glauca, Nothofagus pumilio, Austrocedrus chilensis, Araucaria araucana, Fitzroya cupressoides, Drimys winteri* y diversas especies del tipo forestal siempreverde y algunas especies del tipo forestal esclerófilo (Tablas 6.1a, 6.1b, 6.1c, 6.1d, 6.1e, 6.1f, 6.1g, 6.1h, 6.1i, 6.1j).

Tabla 6.1. – Informaciones sobre crecimientos de algunas especies forestales chilenas

a)

Especie	Ubicación	Variables de Estado	Crecimiento medio anual			Tipo Bosque	Fuente
			Altura (m)	Diámetro (cm)	Volumen (m^3/ha)		
Araucaria araucana	Lonquimay IX Región Lat. 38º26'	E = 579 años $\bar{D}$ = 70,4 (11,2-107,5) Rango diamétrico $\bar{H}$ = 24,7 (m)	-5 cm/anuales a los 370 años -3,51 cm/anuales a los 800 años	< 1 mm hasta los 80 años, 2,34 mm hasta los 300 años, luego baja hasta menos de 1 mm.	1 m^3 hasta los 300 años. 2,28 m^3/ha/año	Bosque multietáneo Araucaria-Lenga	Cavieres, A. Tesis U. Ch., 1987
Araucaria araucana	Lonquimay IX Región 38,4º Lat. Sur 71,5º Long. W. 1370 - 1800 msnm	n = 824 (AR) n = 235 (Le) $\bar{D}$ = 113,6 (Ar) $\bar{D}$ = 53 (Le)	0,82	0,271	5-6	Bosque multietáneo Araucaria-Lenga	Schmidt *et al.*
Austrocedrus chilensis	Curicó (Norte Río Teno) Exposición Norte Lat. 34º58'	E = 50-60 años $\bar{D}$ = 15-20 cms.	—	0,25 Exposición Sur: 1 árbol 4 años = 1.11	—	Bosque Ciprés alterado y ralo	Wadsworth, R., 1976 (sin publicar)
Austrocedrus chilensis	Área de Protección Radal 7 Tazas VII Región Lat. 35º23'-35º33'	Alta densidad 170-230 arb/ha	—	0,175-1,150 (25-35 años) 0,135-0,43 (90-120 años)	—	Ciprés con Roble y Coigüe	Le Quesne C., Tesis U.A.Ch., 1988
Drimys winteri	Frutillar Lat. 41º07'	n = 36 Edad = 14 años	0,49	1,1	—	Plantación	Vita, A., 1977
Drimys winteri	Cord. Costa valdiviana	2000-3500 (arb/ha) E = 30-100 años	0,33	0,36	2,93-4,60	Renovales	Gunckel, G., 1980
Drimys winteri	Chiloé	20.000 arb/ha E = 80-100 años	—	0,09-0,69	6,2-12,9	Renovales	Corvalán *et al.*
Drimys winteri	Cordillera del Sarao, X Región	E = 10-80 años	0.3-0.7	—	8,6-17,9	Renovales	Ing. de Bosques 1975 (modificada) cit. por Meneses *et al.*, 1991
Drimys winteri	Isla Chiloé	E = 20-80 años	0,3-0,6	—	7,8-13,8	Renovales	Ing. de Bosques 1975 (modificada) cit. por Meneses *et al.*, 1991

b)

Especie	Ubicación	Variables de Estado	Crecimiento medio anual Altura (m)	 Diámetro (cm)	 Volumen (m^3/ha)	Tipo Bosque	Fuente
Drimys winteri	Isla Chiloé	DAP = 10-50	—	0,56-0,68	—	Renoval	Corvalán, 1987 citado por Meneses *et al.*, 1991
Drimys winteri	Cord. de la Costa Valdivia X Región	n = 4985 (Ca) n = 6134 (Total) Dc = 11,0 (ca) Dc = 1077 (Total) Ht = 12,26 (Ca) Ht = 12,48 (Total) E = 30 años	0,45 (según análisis del tallo n = 5)	0,54	9,21	Renoval	Navarro (en prensa)
			— (crec. anual periódico) evaluación de raleo	0,4-1,0	4,39-10,03		
Drimys winteri	Isla Chiloé X Región	n = 10,625-12,676 (rodales jóvenes) G = 63-71 (m^2/ha) n = 7940-7950 (rodales más desarrollados) G = 86 - 92 m^2/ha E = 20-30 años	0,64	0.82	—	Renoval	Sánchez, C., 1986
Eucryphia cordifolia	Frutillar X Región	n = 27 árboles	0,5	1,0	—	Plantación	Vita, A., 1977
Valdiviano-Ulmo	Cordillera del Sarao, X Región	10-80 años	0,2-0,5	—	4,5-9,4	Renoval	Ing. de Bosques, 1975 citado por Meneses *et al.*, 1991
Eucryphia cordifolia	Isla Chiloé X Región	10-50 años	—	0,21-0,59	—	Renoval	Corvalán, P., 1987
Fitzroya cupressoides	La Unión X Región 750-850 msnm	n = 2000 arb/ha $\bar{G}$ = 74,3 E = 120-200 años $\bar{D}$ = 33.3	—	0,38-2,26	—	Alerce multietáneo	Lorenzo, C., 1985 Tesis U.A.Ch.
Fitzroya cupressoides	Cord. de los Andes Contao X Región	– Patamai bajo DAP = 149; H = 40,1 m E = 1.169 años	0,0354	0,123	2,08	Alerce multietáneo	Donoso et al.
		– Patamai intermedio DAP = 60; H = 19,3 E = 642 años	0,0295	0,086	(promedios Cord. de los Andes)		
		– Volcán Apagado DAP = 25; H = 11.5 E = 280 años	0,0282	0,074			

c)

Especie	Ubicación	Variables de Estado	Crecimiento medio anual			Tipo Bosque	Fuente
			Altura (m)	Diámetro (cm)	Volumen (m^3/ha)		
Fitzroya cupressoides	Cord. de la Costa Venecia-Valdivia X Región	Chaihuín DAP = 35; H = 16,5 m E = 233 años	0,0701	0,14	2,8	Alerce multietáneo	Donoso *et al.*, 1987
		El Encanto DAP = 35; H = 16,01 m E = 232 años	0,0695	0,133	(promedio Cord. de la Costa)		
		El Olvido (Colún) DAP = 41; H = 18 m E = 246 años	0,0738	0,152			
Gevuina avellana	Frutillar X Región	n = 144 E = 12 años	0,47	0,4	—	Plantación	Vita, A., 1977
Laurelia sempervirens	Frutillar X Región	n = 345 E = 12 años	0,35	0,8	—	Plantación	Vita, A., 1977
Laurelia sempervirens	Frutillar X Región	n = 242 E = 9 años	0,52	0,9	—	Plantación	Vita, A., 1977
Laurelia philippiana	Panguipulli San Pablo X Región	n = 268 ar/ha $\overline{D}$ = 49,6 $\overline{AB}$ = 40,9	—	Últimos 10 años (n = 36) 0,25	—	Co-Ra-Te	Morales, R., 1981 Tesis U.A.Ch.
Valdiviano-Tepa	Cordillera del Sarao, X Región	10-80 año	0,2-0,6	—	6,6-13,9	Renoval	Ing. de Bosques 1975, citado por Meneses *et al.*, 1991
Laurelia philippiana	Isla Chiloé X Región	10-50 años	—	0,4-0,5	—	Renoval	Corvalán, P., 1987
N. alpina	Frutillar Prov. Llanquihue X Región	n = 9 E = 14 años	0,51	0,7	—	Plantación	Vita, A., 1977
N. alpina	Frutillar Prov. Llanquihue X Región	n = 173 E = 12 años	0,31	0,4	—	Plantación	Vita, A., 1977

d)

Especie	Ubicación	Variables de Estado	Altura (m)	Crecimiento medio anual Diámetro (cm)	Volumen (m^3/ha)	Tipo Bosque	Fuente
N. alpina	Frutillar Prov. Llanquihue X Región	n = 67 E = 7 años	0,16	—	—	Plantación	Vita, A., 1977
N. alpina	Panguipulli X Región	n = 700-2000/ha E = 30-110 años	—	—	5-6 13-15	Renoval Renoval	Vergara, N., 1979 Donoso *et al.*, 1988
N. alpina	Jauja IX Región	n = 1000-1300/ha E = 30-50 años	—	—	9-10	Renoval	Donoso *et al.*, 1988
N. alpina	Casas Viejas X Región	n = 900-1500/ha E = 30-50 años	—	—			
N. alpina	Pirehueico X Región	n = 500-1200/ha E = 30-50 años	—	—	6-7	Renoval	Donoso *et al.*, 1988
N. alpina	Jauja Prov. Malleco IX Región 700-800 msnm	n = 1557 Total = 2067 E = 40 años $D\bar{c}$ = 17,5 (Ra)	—	Últimos 10 años 0,2-0,6	—	Renoval monte bajo sin manejo	Paredes, M., 1982 Tesis U.A.Ch.
N. alpina	Casas Viejas 500-600 msnm Exp. Sur	n = 1350/ha E = 25 años	—	0,1-1,2	—	Renovales de Raulí-Roble	Puente *et al.*, 1980
N. alpina	Villarrica Prov. Cautín IX Región	n = 457 arb. E = 25 años (medic. últ. 3 años)	0,44	0,72	6,49	Plantación	Espinoza *et al.*, 1977
N. alpina	Radal 7 Tazas VII Región	n = 350 (Ra) n = 890 (Total) E = 67 años $D\bar{c}$ = 35,53	0,42	0,47	11,71 (Ra)	Renoval adulto	Donoso, P., 1988
N. alpina	Cord. Nahuelbuta 700 msnm IX Región	n = > 2000/ha clases diam. superiores. $\bar{E} = 15; \bar{D} = 12,5$ $\bar{E} = 25; \bar{D} = 17,5$ $\bar{E} = 35; \bar{D} = > 20$	— — —	0,757 0.534 0,556	— — —	Renovales densos	Donoso *et al.*, 1984

e)

Especie	Ubicación	Variables de Estado	Crecimiento medio anual				
			Altura (m)	Diámetro (cm)	Volumen (m^3/ha)	Tipo Bosque	Fuente
N. alpina	Puerto Montt Los Riscos 41°20' Lago Llanquihue (Ribera Sur)	E = 15 años	0,63	0,67	—	Plantación	Meneses *et al.*, 1991
N. dombeyi	Frutillar Prov. Llanquihue	n = 19 E = 14 años	0,62	2,0	—	Plantación	Vita, A., 1977
N. dombeyi	Frutillar Prov. Llanquihue	n = 134 E = 9 años	0,52	1,1	—	Plantación	Vita, A., 1977
N. dombeyi	Laguna Pedro Aguirre Cerda XI Región	n = 1927/ha E = 20-40 años G = 54,8 $\overline{h}$ = 17,6	0,44-0,68	0,31-0,7	11,3-19,1	Renoval	Delgado, A., 1986
N. dombeyi	Reserva Forestal Coyhaique 45°36' Lat. Sur 72°20' Long W. 600 msnm	n = 10.800/ha D = 5 - 20 cm	—	0,01 - 0,19	6,8	Renoval mixto de Coigüe-Lenga	Vera, O., 1985
N. dombeyi	Cord. Nahuelbuta 700 msnm	Clases días superiores $E = 25; \overline{d} = 17,5$ $E = 35; \overline{d} = 17,5$	— —	0,824 0,513	—	Renovales densos	Donoso *et al.*, 1984
N. dombeyi	Cord. del Sarao X Región	E = 10-80 años	0,2-0,8	—	9,4-19,7	Renovales	Ing. de Bosques 1975 citado por Meneses *et al.*, 1991
N. glauca	Radal 7 Tazas VII Región 650-2156 msnm	n = 810/ha $\overline{E}$ = 71 años $D\overline{c}$ = 31,1	0,37 Primeros 20 años 0,53	0,43 0,57	17,27 —	Bosque adulto Hualo	Donoso, P., 1988
N. nitida	Isla Chiloé X Región	D = 10-50	—	0,54-0,55	—	Renoval	Corvalán, P., 1987
N. obliqua	Frutillar Prov. Llanquihue X Región	n = 50 E = 14 años dens. 1,5 × 1,5	0,62	0,4	—	Plantación	Vita, A., 1977

f)

Especie	Ubicación	Variables de Estado	Altura (m)	Crecimiento medio anual Diámetro (cm)	Volumen (m^3/ha)	Tipo Bosque	Fuente
N. obliqua	Frutillar Prov. Llanquihue X Región	n = 602 E = 11 años	0,47	0,7	—	Plantación	Vita, A., 1977
N. obliqua	Radal 7 Tazas VII Región 650-2156 msnm	n = 520/ha (Ro) n = 1680/ha (total) $\overline{\mathrm{Dc}}$ = 21,35 $\overline{\mathrm{E}}$ = 48 años	0,49 Primeros 20 años 0,56	0,52 0,54	7,54 —	Renoval de Roble Peumo-Quillay	Donoso, P., 1988
N. obliqua	Radal 7 Tazas VII Región 650-2156 msnm	n = 500/ha (Ro) n = 960/ha (Total) $\overline{\mathrm{Dc}}$ = 20,79 $\overline{\mathrm{E}}$ = 47 años	0,36	0,49	7,03	Renoval Roble	Donoso, P., 1988
N. obliqua *N. alpina*	Radal 7 Tazas VII Región 650-2156 msnm	n = 360/ha (Ro) n = 590/ha (Ra) n = 1700 (Total) $\overline{\mathrm{E}}$ = 47 años (Ro-Ra) $\overline{\mathrm{Dc}}$ = 23,51	0,51 (Ra) 0,58 (Ro)	0,73 (Ra) 0,62 (Ro)	18,47 (Ra-Ro)	Renoval Raulí y Roble	Donoso, P., 1988
N. obliqua	Radal 7 Tazas VII Región 650-2156 msnm	n = 1890/ha E = 28 años $\overline{\mathrm{Dc}}$ = 11,21	0,51	0,73	12,63	Renoval puro	Donoso, P., 1988
N. obliqua	Radal 7 Tazas VII Región 650-2156 msnm	n = 2510/ha R = 30 años $\overline{\mathrm{Dc}}$ = 11,7	0,42	0,59	14,6	Renoval puro	Donoso, P., 1988
N. obliqua	Cord. Nahuelbuta 700 msnm	$\overline{\mathrm{E}}$ = 15; $\overline{\mathrm{D}}$ = 12,5 $\overline{\mathrm{E}}$ = 25; $\overline{\mathrm{D}}$ = 12,5	— —	0,591 0,517	— —	Renovales densos	Donoso *et al.*, 1984
N. obliqua	Pitrufquén Prov. Cautín	n = 968/ha (Ro) n = 1131/ha (Total) $\overline{\mathrm{E}}$ = 42,8 $\overline{\mathrm{Dc}}$ = 21,0	Primeros 20 años 0,54	0,76	—	Renovales	Castillo, F., 1992
N. obliqua	Chaquihual Isla Chiloé X Región	n = 2500 → 900 (raleo) E = 13 años	1,23	0,85	—	Plantaciones	Meneses *et al.*, 1991
N. obliqua	Chaquihual Isla Chiloé X Región	n = 2500 → 1840 (raleo) E = 13 años	0,73	0,79	—	Plantaciones	Meneses *et al.*, 1991

Especie	Ubicación	Variables de Estado	Crecimiento medio anual			Tipo Bosque	Fuente
			Altura (m)	Diámetro (cm)	Volumen (m^3/ha)		
N. obliqua	Puerto Montt Los Riscos Lago Llanquihue X Región	E = 15 años	0,76	0,67	—	Plantación	Meneses *et al.*, 1991
N. obliqua	Cord. del Sarao	E = 10-80 años	0,2-0,6	—	4,4-9,3	Renoval	Ing. de Bosques 1975, citado por Meneses *et al.*, 1991
N. pumilio	Coyhaique	n = 14.000-17.000/ha	—	0,18	6,8	Renoval	Vera, O., 1985
N. pumilio	Coyhaique	n = 11000/ha (raleado) Dist. 3 × 3 m	—	0,714	11,0	Renoval	Vera, O., 1985
N. pumilio	Alto Mañihuales XI Región Aysén Lat. 44°47'-45°02' Long. 71°51'-71°41'	E = 40-300 años D = 20-50 cm	—	0,2-0,28	2,5-3,0	Bosque multietáneo de Lenga	Álvarez y Grosse, 1978
N. pumilio	Reserva Forestal Coyhaique	n = 5000/ha E = 27 años	—	0,214-0,357	10,98	Renoval mixto de Lenga-Coigüe	Vera, O., 1985
N. pumilio	Lonquimay IX Región	n = 802/ha E = 120 años D = 33 cm	—	0,28	—	Bosque de Araucaria-Lenga Bosquetes coetáneos	Morales, T., 1983
N. pumilio	Lonquimay IX Región	n = 383/ha E = 160 años D = 15-45 cm	—	0,27	—	Bosque de Araucaria-Lenga	Morales, T., 1983
N. pumilio	Lonquimay IX Región	n = 133/ha E = 270 años D = 15-65 cm	—	0,517	—	Bosque de Araucaria-Lenga	Morales, T., 1983
Persea lingue	—	—	—	0,6-0,7	—	—	Observaciones personales C. Donoso
Pilgerodendrom uviferum	Isla Gr. Chiloé Lat. 43°12' S. X Región	Ciprés-Tepu ralo	—	0,07-0,12	< 1	Bosque Ciprés Tepu	Cruz, G. y Lara, A., 1981
Saxegothaea conspicua	San Pedro Panguipulli	n = 268 (Total) n = 94 (adulto Mañio) $\bar{D}$ = 48,5 $A\bar{B}$ = 27,6	—	0,23	—	Bosque Tipo Co-Ra-Te	Morales, R., 1981

h)

Especie	Ubicación	Densidad o edad	Crecimiento medio anual (Dosel dominante)			Tipo Bosque
			Altura (m)[**]	Diámetro (cm)[**]	Volumen (m^3/ha)[***]	
N. alpina *N. obliqua*	Curicó VII Región Cord. de los Andes 800 msnm Exp. S.W.	n = 320 (Ro) n = 630 (Ra) Total = 1700 E = 47 años	0,55	0,75	11,14	Renoval
N. alpina *N. obliqua*	Talca VII Región Cord. de los Andes 950 msnm Exp. S.W.	n = 550 (Ro) n = 350 (Ra) Total = 2650 E = 24 años	0,85 (Ra) 0,83 (Ro)	1,05 (Ra) 0,94 (Ro)	11,9	Renoval
N. alpina	El Manzano Prov. Cautín IX Región Cord. de los Andes 500 msnm Plano	n = 1150 (Ra) Total = 1230 E = 44 años	0,61	0,52	10,27	Renoval
N. alpina	Pilmaiquén Prov. de Valdivia X Región Cord. de los Andes 800 msnm Exp. Norte	n = 1210 (Ra) Total = 1500 E = 32 años	0,64	0,61	12,74	Renoval
N. dombeyi *N. obliqua*	Talca VII Región Cord. de los Andes 1100 msnm Exp. Sur	n = 340 (Ro) n = 380 (Co) Total = 890 E = 44 años	0,34 (Co)	0,53 (Co)	10,42	Renoval
N. dombeyi *N. alpina* *N. obliqua*	Prov. Ñuble VIII Región Cord. de los Andes 600 msnm Exp. Sur	n = 400 (Co) n = 240 (Ra) n = 200 (Ro) Total = 3610 E = 36 años	0,63 (Co)	0,76 (Co)	18,25	Renoval

[*] Fuente: Donoso *et al.*, 1993.

[**] Crecimiento medio anual hasta los 20 años.

[***] Crecimiento periódico anual últimos 5 años.

i)

Especie	Ubicación	Densidad o edad	Crecimiento medio anual (Dosel dominante)			Tipo Bosque
			Altura (m)[**]	Diámetro (cm)[**]	Volumen (m^3/ha)[***]	
N. dombeyi	Corcoludo Prov. Malleco IX Región Cord. de los Andes 1.050 msnm Exp. N.W.	n = 1590 (Co) Total = 1.680 E = 46 años	0,44	0,58	25	Renoval
N. dombeyi	Villarrica Prov. Cautín IX Región Cord. de los Andes 660 msnm Exp. Norte	n = 1590 Total = 2200 E = 25 años	0,58	0,64	15,96	Renoval
N. obliqua	Curicó VII Región Cord. de los Andes 950 msnm Exp. Sur	n = 510 Total = 1830 E = 33 años	0,37	0,45	6,32	Renoval
N. obliqua	Talca VII Región Cord. de los Andes 1100 msnm Exp. Norte	n = 1270 Total = 1540 E = 38 años	0,47	0,44	10,74	Renoval
N. obliqua *N. alpina*	Recinto Prov. Ñuble Cord. de los Andes VIII Región 650 msnm Exp. S.W.	n = 400 (Ro) n = 360 (Ra) Total = 2380 E = 58 años	0,4 (Ra) 0,4 (Ro)	0,52 (Ra) 0,47 (Ro)	13,07	Renoval
N. obliqua	Nueva Etruria Prov. Cautín IX Región Cord. de la Costa 310 msnm Exp. N.E.	n = 1080 Total = 1150 E = 34 años	0,84	1,03	10,01	Renoval

[*] Fuente: Donoso *et al.*, 1993.

[**] Crecimiento medio anual hasta los 20 años.

[***] Crecimiento periódico anual últimos 5 años.

j)

Especie	Ubicación	Densidad o edad	Crecimiento medio anual (Dosel dominante) Altura (m)**	 Diámetro**	 Volumen (m^3/ha)***	Tipo Bosque
N. alpina *N. obliqua*	San Agustín Prov. Malleco IX Región Cord. de los Andes 750 msnm Exp. N.W.	n = 1140 (Ra) n = 210 (Ro) Total = 1850 E = 37 años	0,56 (Ra) 0,59 (Ro)	0,8 (Ra) 0,81 (Ro)	12,93	Renoval
N. obliqua	Lago Neltume Prov. Valdivia X Región Cord. de los Andes 450 msnm Exp. W.	n = 810 (Ro) Total = 870 E = 30 años	0,71	0,71	11,59	Renoval
N. obliqua	Máfil Prov. Valdivia X Región Valle 200 msnm Plano	n = 1010 Total = 1450 E = 29 años	0,72	0,75	11,99	Renoval
N. obliqua	Puyehue Prov. Osorno X Región Valle 200 msnm Plano	n = 1530 Total = 1540 E = 26 años	0,8	0,75	14,54	Renoval
N. obliqua	Fresia Prov. Llanquihue X Región Valle 150 msnm Plano	n = 4570 E = 31 años	0,69	0,62	17,32	Renoval

* Fuente: Donoso *et al.*, 1993.

** Crecimiento medio anual hasta los 20 años.

*** Crecimiento periódico anual últimos 5 años.

CAPÍTULO VII

TIPOS DE CAMBIOS EN LA VEGETACIÓN

1. Introducción

Los cambios en el tiempo que ocurren en la vegetación, y particularmente en la vegetación forestal, pueden ser de muy variadas clases. Major (1974) confeccionó una lista de once tipos de cambios según su duración en años.

En primer lugar, en las plantas del bosque se producen cambios diarios que obedecen a ritmos biológicos de las especies; los procesos fisiológicos como la fotosíntesis, la respiración, la transpiración, la absorción de agua y nutrientes, cambios importantes entre el día y la noche, que son respuesta a los cambios en los factores medioambientales.

Luego se encuentran cambios estacionales que varían según las especies componentes. Por ejemplo, las especies caducifolias pierden sus hojas en el otoño y brotan en la primavera; los crecimientos en las especies de climas templados tienen ritmos estacionales; los procesos fisiológicos presentan también cambios según las estaciones del año.

En términos de pocos años se producen cambios que corresponden a ciclos o periodicidades de las especies, relacionados por ejemplo con la floración, la producción de semillas, las variaciones en las poblaciones de animales o insectos. Algunos de esos cambios pueden estar ligados a cambios cíclicos o no cíclicos en el clima.

En varios años o décadas se producen los tipos de cambios señalados en el párrafo anterior, así como cambios en la vitalidad y en las funciones de las especies con la edad.

En el lapso de varias décadas se pueden producir los cambios cíclicos señalados por Watt (1947) en algunas comunidades y los reemplazos de algunas especies de corta vida relativa, por otras.

En períodos de siglos se producen cambios direccionales que conducen al cambio de una comunidad por otra y en algunos siglos, de acuerdo con Bradshaw (1965), se pueden desarrollar ecotipos o razas ecológicas y pequeños cambios en la flora.

En varios siglos y en el lapso de un milenio se pueden producir modificaciones en el medio ambiente que conducen a cambios en la vegetación. Los cambios en el medio ambiente pueden derivar de la acción humana a través de incendios o del control de ellos, del cambio de especies y de la aplicación sostenida de silvicultura; y también pueden ser naturales.

En muchos milenios se producen también cambios importantes en el medio ambiente derivados, por ejemplo, de glaciaciones, que pueden producir modificaciones en el clima, la fisiografía, la flora y la fauna, etc.

Finalmente, tiene lugar la evolución de las especies que puede ocurrir en períodos larguísimos.

En lo que sigue de este texto nos abocaremos a discutir aquellos cambios en la vegetación forestal que ocurren en varias décadas o en períodos de algunos siglos; cambios que se engloban en la mayor parte de la literatura bajo el nombre de sucesión y, con mucha frecuencia, en la literatura contemporánea, bajo el concepto de dinámica de bosques.

Debe subentederse cuando se habla de cambios en la vegetación, que todos ellos causan modificaciones en las comunidades animales, puesto que ellas dependen de las plantas (Krebs, 1972). Naturalmente, los cambios en vegetales y animales que generalmente son determinados por cambios en el medioambiente y, a su vez, determinan cambios en éste, afectarán a las interacciones entre ellos. Esto señala que, en definitiva, los cambios se producen a nivel del ecosistema.

Es importante destacar que el concepto de dinámica de bosques es más amplio que el de sucesión, y lo abarca; de esa manera se utilizará en este libro, donde debe entenderse tanto como el proceso de cambios en la composición y estructura de los rodales a lo largo del tiempo, que corresponden al concepto de sucesión, como el proceso de regeneración en bosques en equilibrio donde está operando el autorreemplazo de las especies (Oliver, 1982; Veblen y Donoso, 1987); o procesos cíclicos que son parte de la dinámica interna de la comunidad más que parte de la sucesión (Krebs, 1972).

La dinámica de bosques se analizará siguiendo el concepto ya señalado, considerando los dos tipos de cambios en el tiempo implícitos en él: cambios direccionales que corresponden al concepto de sucesión, y cambios no direccionales que son cíclicos.

2. Cambios direccionales en la vegetación o sucesión

A partir del área desnuda donde van a operar los factores que inciden en el desarrollo de una comunidad forestal, a saber, la flora, el hábitat, la accesibilidad al hábitat de la flora, la habilidad competitiva de las especies que llegan a ella y el tiempo, se inician los cambios direccionales que constituyen la sucesión. El concepto de sucesión se puede entender como el desarrollo de la comunidad a partir de un área desnuda, la cual es colonizada por especies que al establecerse producen cambios en el medioambiente, modificaciones que, a su vez, permiten el establecimiento de otras especies. Este cambio gradual en la composición de especies de la comunidad en proceso sucesional es direccional y predecible, porque implica el cambio en el tiempo en una dirección, hacia algún tipo de comunidad distinta de la que inicialmente invadió el área.

El concepto de sucesión, particularmente en relación con los bosques, tiene un origen bastante remoto, el que es analizado en un trabajo al respecto por Spurr (1952). El biólogo francés Dureen de la Malle había sido el primero en utilizar el término sucesión en un sentido ecológico (Golley, 1977). El término sucesión forestal fue utilizado por Thoreau en un análisis de la sucesión secundaria después de la explotación forestal en bosques de pinos en Nueva Inglaterra, Estados Unidos (Spurr y Barnes, 1980). Sin embargo, se considera que la teoría ecológica formal de la sucesión vegetal se inició prácticamente en el siglo XX, con el análisis de la sucesión en las dunas del Lago Michigan, desde la arena desnuda hasta los bosques maduros (Cowles, 1899, 1901). Poco más tarde Clements (1926, 1936) formaliza la teoría, estructurando una filosofía de la sucesión vegetal y creando una terminología, de la cual aún hoy subsisten muchos términos. Suceden a estos trabajos pioneros en el estudio de la sucesión, como aportes destacados, aquellos de Cooper (1923) dedicados a la colonización por plantas en áreas dejadas disponibles por la retirada de un glaciar; y el trabajo de Crafton y Wells (1934), que trata de la sucesión en campos agrícolas abandonados. Los trabajos de Whittaker (1953), Odum (1969) y Drury y Nisbet (1973), puntualizan histórica y conceptualmente la idea y la historia de la sucesión.

Odum (1969), comparando la sucesión, como un proceso de corto plazo, con la evolución de la biosfera, que ocurre en el largo plazo, indica que en ambos la estrategia consiste en un aumento del control de, u homeostasis con el medioambiente físico en el sentido de lograr una máxima protección de sus alteraciones. Esta estrategia de máxima protección, que se logra sobre la base de una estructura compleja de la biomasa, entra generalmente en conflicto con el objetivo de máxima producción (o rendimiento) que persigue el hombre.

Tipos de sucesión

Si el proceso sucesional sigue una dirección que implica un enriquecimiento en la composición de especies y un aumento de la complejidad de la estructura de la comunidad, se puede hablar de una *sucesión progresiva*. En contraposición, puede suceder que el cambio vegetacional se produzca en la dirección contraria, es decir, ocurriendo una disminución de especies y de complejidad de la estructura de la comunidad, derivada de algún factor que impide el desarrollo o sobrevivencia de algunas especies. En este caso se habla de *sucesión retrogresiva* o *regresiva*. Según Phillips (1934), la sucesión es sólo progresiva, porque toda sucesión aparentemente retrogresiva se explica por agentes que alteran el proceso. Puede ocurrir esta situación, por ejemplo, cuando animales herbívoros se alimentan selectivamente de los vegetales de etapas avanzadas en el proceso sucesional, llevándolo hacia atrás hasta que queda una comunidad en equilibrio con la presión de pastoreo.

En la Cordillera de la Costa de Valdivia se observa que en áreas taladas donde se ha iniciado la recuperación del bosque siempreverde y donde luego se ha introducido ganado vacuno, éste ejerce una fuerte presión sobre las especies que son más palatables, como *Nothofagus dombeyi, Laurelia philippiana, Dasyphyllum diacanthoides* y otras, lo que favorece el desarrollo de *Drimys winteri*, especie que los animales no comen, lo que determina una sucesión retrogresiva.

Smith (1980) distingue tres tipos de sucesión en función del medio o sustrato en que ella se desarrolla: acuática, terrestre y heterotrófica. De esa clasificación es destacable la sucesión heterotrófica porque aporta un enfoque sucesional de microcomunidades, representadas por organismos animales y vegetales que mueren, partes de ellos que caen al suelo, orificios de los árboles, etc. Todas ellas representan sustratos en que viven pequeños animales y vegetales, los que nacen, crecen, se reproducen y mueren en el lugar, sucediéndose unos a otros para, finalmente, constituir parte del sustrato de las comunidades mayores en que están insertas. Este tipo de sucesión se caracteriza por la dominancia de organismos heterotróficos en las primeras etapas; estos organismos cambian el sustrato que usan, haciendo el medioambiente desfavorable para ellos y favorable para otros organismos. Esto constituye el concepto básico de la sucesión que opera a nivel de estas microcomunidades, y de las comunidades de cualquier tamaño.

La clasificación más utilizada y más comprensiva es la que distingue entre sucesiones primarias y secundarias.

Sucesión primaria es aquella que se origina en un área o sustrato en que no se ha desarrollado antes una comunidad vegetal. Este concepto se materializa suponiendo o imaginando un área desnuda que es invadida por distintas comunidades vegetales que constituyen diferentes etapas de la sucesión hasta llegar a una hipotética comunidad final. Esta conceptualización de la sucesión es la que se acomoda a la idea clásica expresada por Clements (1916).

Sucesión secundaria es aquella que se origina en áreas en que existe un ecosistema sólo parcialmente alterado. El área secundaria en que se inicia este tipo de sucesión se caracteriza esencialmente por poseer aún un suelo que se desarrolló previamente bajo un tipo de vegetación y que será capaz de permitir el desarrollo relativamente rápido de una nueva vegetación.

La sucesión primaria supone períodos extremadamente largos, de siglos, o incluso milenios, puesto que pueden sucederse diferentes etapas, cada una de las cuales implica la dominancia de especies que a veces son muy longevas. Puesto que este proceso es tan largo en el tiempo, culminando con una condición final representada por una comunidad en equilibrio que es difícil de definir o interpretar, se puede entender que se producirán cambios climáticos y medioambientales, y que las especies, consiguientemente, deberán adaptarse. Esto derivará en cambios provocados por la selección, incluyendo especiación. A pesar del reconocimiento de esta realidad, que implica que muchos de los supuestos en que se basa el concepto de la sucesión primaria tienen poca sustentación, el proceso de la sucesión primaria es conceptualmente válido y suministra una base de entendimiento del proceso de desarrollo de la vegetación a partir de áreas desnudas (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974; Spurr y Barnes, 1980). Mientras la sucesión primaria puede considerarse un proceso sin fin, numerosas sucesiones secundarias pueden ocurrir en el curso de una sucesión primaria.

Los cambios vegetacionales que se producen a lo largo de una sucesión se pueden subdividir en etapas o estados, siendo cada etapa diferente de la anterior o de las siguientes debido a una diferencia en importancia o cobertura de algunas especies o por la presencia en abundancia de una especie que no se encontraba presente en las etapas precedentes y posteriores. Una *sere* (Clements, 1916) o cronosecuencia (Major 1951) está constituida por una serie de etapas que se presentan secuencialmente en el tiempo, desde el establecimiento de plantas en áreas desnudas hasta un estado de equilibrio. Las etapas serales o propias de una sere sucesional fueron identificadas por Clements con una terminología que todavía se usa, pero que no necesariamente debe ser tan rígida y definitiva como la conceptualizó Clements (1916). Estas etapas de una sere clementsiana son las siguientes:

- *Nudación* o denudación, que consiste en la creación de un área desnuda a través de algunos de los factores ya señalados.
- *Migración*, que consiste en la llegada al área de propágulos, los que pueden ser semillas o esporas o partes vegetativas.
- *Ecesis*, que se refiere al establecimiento de las plantas mediante los procesos de germinación, crecimiento y reproducción.
- *Competencia* que deriva de la multiplicación y agregación de plantas, que se traduce en un aumento de densidad y de interacciones entre los individuos y las especies que, a su vez, determinan reemplazo de unas por otras.
- *Reacción* que significa un cambio en el hábitat determinado por las especies, y
- *Estabilización final.*

Es un hecho conocido que, frente al desarrollo de un área desnuda, particularmente si es del tipo primaria, es decir, en que no quedan prácticamente vestigios de la vegetación existente previamente en el área, las especies que invaden originalmente son las llamadas "oportunistas". Éstas se caracterizan por tener una gran capacidad de dispersión y rápido crecimiento y porque no pueden invadir y crecer en presencia de adultos de la misma o de otras especies.

Connell y Slatyer (1977) proponen tres tipos de mecanismos que determinan la o las especies que pueden reemplazar a las invasoras iniciales, continuando a través de ellos la secuencia sucesional por rutas o caminos diferentes, como las denominan Noble y Slatyer (1980):

— *Facilitación,* es aquella ruta florística clásica que sugiere que el ingreso y desarrollo de la especie que llega después de la invasora depende de ésta, que le prepara el terreno, facilitando la nueva colonización.
— *Tolerancia,* es el mecanismo que se refiere a aquellas especies que pueden ocupar el área a continuación de las oportunistas, pero que también pueden hacerlo si no han sido precedidas por ellas. Estas especies han desarrollado diferentes estrategias para explotar los recursos y son capaces de tolerar niveles de recursos más bajos que los que toleran las que las precedieron. De este modo pueden llegar a la madurez en presencia de otras especies.
— *Inhibición,* es aquel mecanismo que describe la situación en que los ocupantes iniciales cubren totalmente el área e inhiben el desarrollo de especies que llegan con posterioridad, excluyéndolas del área hasta que los oportunistas originales mueren dejando espacio y recursos. Sólo entonces los colonos posteriores podrán llegar a la madurez.

Las diferentes capacidades de las especies para colonizar, crecer y sobrevivir en medio ambientes diferentes, explican los distintos fenómenos de sucesión en las comunidades. En relación con ello son válidas e interesantes las siguientes generalizaciones de Noble y Slatyer (1980):

— La composición de especies que se observa en un área inmediatamente después de su alteración depende de los propágulos, los que pueden llegar de cualquier parte y en diferentes formas, o pueden persistir en el área después de la alteración como semillas o como órganos capaces de rebrotar vegetativamente.
— En los momentos que siguen a la alteración se produce un pulso de regeneración por semillas o por rebrotes vegetativos en condiciones de poca competencia por espacio o por recursos.
— Después del pulso inicial, la regeneración se hace más lenta porque los individuos establecidos inicialmente ocupan el espacio y los recursos y es muy difícil desplazarlos.
— La regeneración que se produce después del pulso inicial es para algunas especies facilitada por la ocupación inicial, pero lo más común es que ella se vea restringida o inhibida.
— En ausencia de alteraciones posteriores debidas a causas exógenas, serán dominantes en el área las especies muy longevas y aquellas que pueden regenerar en presencia de los adultos de la misma o de otras especies.

La sucesión primaria es un proceso que no tiene fin y que avanza continuamente en el tiempo. En un área montañosa, como los Andes chilenos, la sucesión primaria puede originarse de maneras muy variadas en distintos puntos de esa área donde se producen deslizamientos de tierra en algunos, avalanchas de nieve en otros, corridas de lava de erupciones volcánicas en algunos otros. Esos fenómenos catastróficos pueden interrumpir el proceso sucesional más de una vez en períodos variables que, a veces, pueden ser relativamente cíclicos, como es el caso de las erupciones volcánicas. En cada sitio afectado se reiniciará cada vez un nuevo proceso de sucesión primaria. La fisiografía del área, sin embargo, continúa modelándose en el tiempo, y las distintas comunidades que se originan en las áreas sometidas a catástrofes locales se irán integrando gradualmente al proceso sucesional general de toda el área montañosa.

Las áreas desnudas iniciales, o áreas primarias pueden tener su origen a partir de tres tipos de situaciones identificadas en función de la humedad o cantidad de agua existente en el sustrato. Desde este punto de vista, la sucesión primaria puede clasificarse en tres tipos: xerosere, hidrosere y mesosere. Cooper (1913) se refiere a estos tres tipos como sucesión xerarca, hidrarca y mesarca.

Xerosere es aquella sucesión primaria que se inicia sobre material rocoso o suelo mineral expuesto al aire libre y al sol. *Hidrosere*, en oposición, es aquella sucesión iniciada en agua. *Mesosere*, finalmente, corresponde a la sucesión iniciada en sustrato con condiciones intermedias de humedad y aireación. Naturalmente, estos tres tipos de sucesión corresponden a rangos dentro de un gradiente que se puede encontrar entre aquella que se inicia en una superficie rocosa seca, que es una xerosere extrema y aquella que se inicia en el fondo de una laguna, que representa a una hidrosere también extrema. La Tabla 7.1 presenta las etapas que se consideran características de cada uno de estos tres tipos de sucesión primaria, o serie de Clements, o cronosecuencia de Major, o simplemente serie de etapas.

Tabla 7.1. – Etapas de los tres tipos representativos de la sucesión primaria

Etapa	Xerosere	Mesosere	Hidrosere
1	Roca o suelo seco	Roca o suelo húmedo	Agua
2	Líquenes crustosos	No ocurre en general	Plantas sumergidas
3	Líquenes foliosos y musgos	No ocurre en general	Plantas flotantes o semiflotantes.
4	Musgos y hierbas anuales	Hierbas anuales	Plantas emergentes
5	Hierbas perennes y pastos	Hierbas perennes y pastos	Ciperáceas, Sphagnum y champas
6	Mezcla de herbáceas	Mezcla de herbáceas	Mezla de herbáceas
7	Arbustos	Arbustos	Arbustos
8	Árboles intolerantes	Árboles intolerantes	Árboles intolerantes
9	Árboles semitolerantes	Árboles semitolerantes	Árboles semitolerantes
10	Árboles tolerantes	Árboles tolerantes	Árboles tolerantes

Fuente: Weaver y Clements (1944).

La Tabla 7.1 muestra una serie de etapas en las que partiendo de situaciones muy diferentes, representadas por tres puntos de un gradiente, uno central y dos extremos, llegan o confluyen a comunidades esencialmente similares. Esta idea representa parte esencial de las teorías clementsianas y será discutida más adelante. Las etapas constituyen sólo un esquema general para representar a una sucesión primaria. El mismo Clements (1916) señala que estas etapas pueden ser sucesivas o interactuantes. En realidad, en todo el rango entre ambos extremos xero e hidrosere, las primeras etapas pueden ocurrir o no, puesto que, como señaláramos anteriormente, los factores que determinan el origen y desarrollo de una comunidad son muchos (Capítulo IV) y entre ellos, interviene el azar, de modo que las etapas 4 a 7 en un deslizamiento de tierra, por ejemplo, pueden estar representadas esencialmente por árboles pioneros, sin que medien hierbas, pastos y arbustos, o bien pueden constituir mezclas de todas esas formas de vida. Esta misma consideración indica que las distintas etapas de una sere pueden no sucederse estrictamente unas a otras, lo que implica interacción. Finalmente, la duración de cada etapa puede ser muy variable y ello dependerá principalmente de los factores del sitio (clima, sustrato y organismos implicados); ello también sugiere que se producirá traslapo o interacción entre las etapas, puesto que algunas especies propias de una etapa podrían persistir durante una o más etapas posteriores. Muchos árboles intolerantes por ejemplo, pueden persistir en el área hasta la última etapa de la sucesión, conviviendo por prolongados períodos con los árboles tolerantes y semitolerantes.

De la Tabla 7.1 se desprende que a medida que se avanza en el tiempo, las etapas sucesionales tienden a converger en los distintos tipos sucesionales, como lo muestran los nombres de las etapas 6 a 10. Esta representación de las etapas sucesionales constituye parte importante de la teoría de Clements, que será discutida posteriormente. Pero, sin duda, es efectivo que, en términos generales, en la xerosere, a través del proceso de intemperización de la roca y desarrollo de suelo y materia orgánica, la relación aire-agua y, por lo tanto, las condiciones necesarias para la vida de las plantas, mejorarán. Similar será dentro de una misma zona climática el proceso de una hidrosere, donde la acumulación de restos vegetales desarrollará un sustrato más seco en que el régimen hídrico y la aireación serán cada vez más favorables para el crecimiento de las plantas que, dependiendo del clima general, constituirán finalmente bosques. Estas transformaciones del sustrato constituyen lo que Cowles (1899, 1901) llamó sucesión fisiográfica.

Causas alogénicas y autogénicas de la sucesión

Las áreas desnudas donde se inicia una sucesión primaria se pueden llamar áreas primarias. Ellas son aquellas formadas por procesos fisiográficos o catastróficos, que pueden representar un rango continuo de sustratos, desde material rocoso puro hasta agua. Los procesos fisiográficos de tipo catastrófico que forman áreas primarias y que ocurren con frecuencia en las áreas forestales de Chile, son los siguientes: deslizamientos de tierra, flujos de lava derivados de erupciones volcánicas, procesos de deglaciación, aluviones o corridas de nieve o de material volcánico, emergencias de áreas derivadas de procesos tectónicos, inundaciones, hundimientos de tierra que producen áreas inundadas, formación de dunas, etc. (Figura 7.1). Las sucesiones primarias que ocurren en este tipo de áreas en Chile, así como también las secundarias, se analizarán con mayor detalle en el capítulo correspondiente a la dinámica de los bosques de Chile.

Este tipo de causas que promueven una sucesión vegetal, y que derivan de fuerzas físicas externas que cambian más o menos profunda y rápidamente el ecosistema, fueron denominadas por Tansley (1916, 1920), causas o factores alogénicos de la sucesión primaria, en contraposición a las causas o factores autogénicos, que se refieren a los cambios que se producen en la vegetación causados por los mismos organismos.

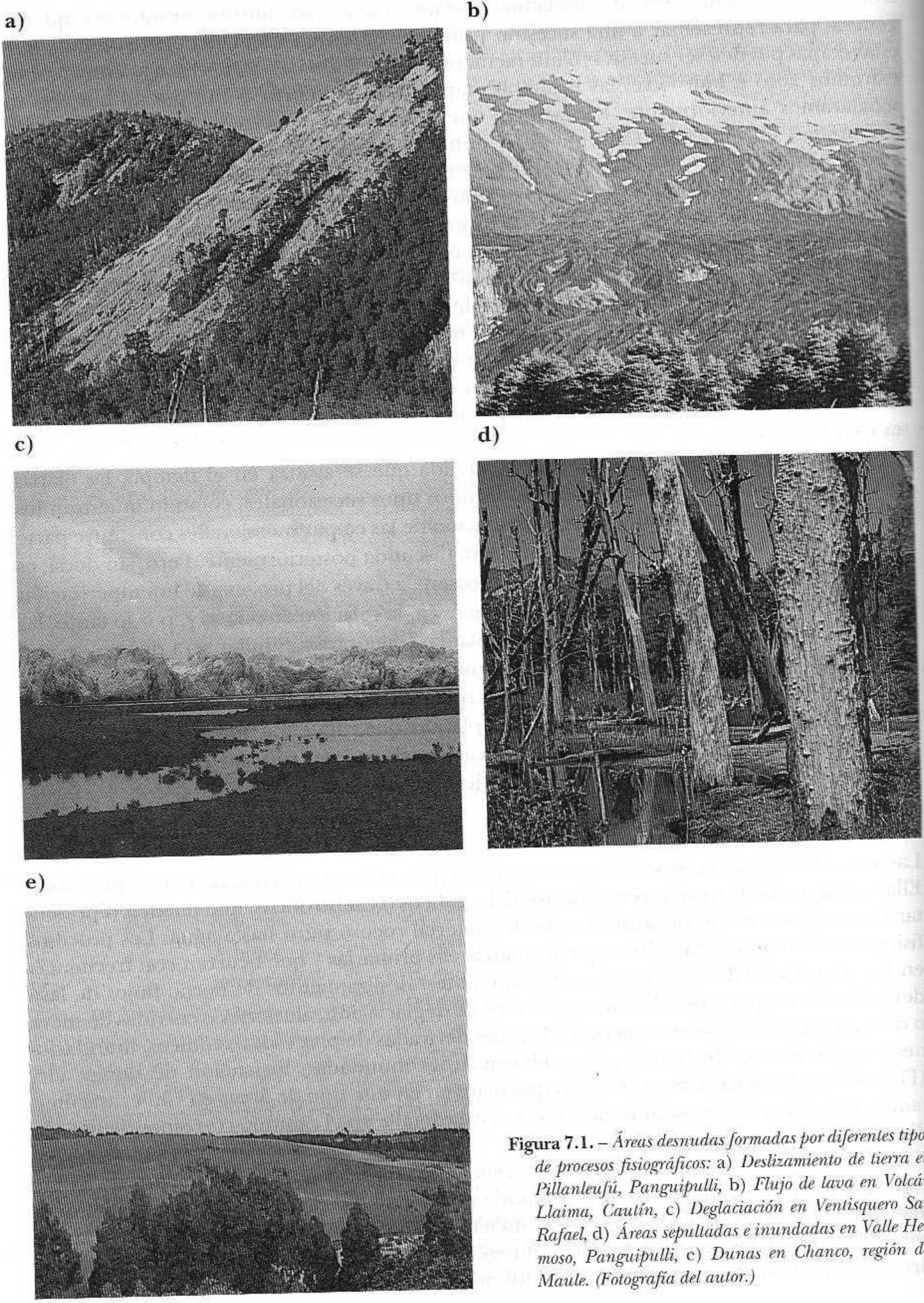


Figura 7.1. – *Áreas desnudas formadas por diferentes tipos de procesos fisiográficos:* a) *Deslizamiento de tierra en Pillanleufú, Panguipulli,* b) *Flujo de lava en Volcán Llaima, Cautín,* c) *Deglaciación en Ventisquero San Rafael,* d) *Áreas sepultadas e inundadas en Valle Hermoso, Panguipulli,* e) *Dunas en Chanco, región del Maule. (Fotografía del autor.)*

Las causas autogénicas están determinadas por las propiedades intrínsecas de la planta, es decir, por los procesos de crecimiento y muerte de los organismos, procesos que determinan la competencia o la interferencia entre ellos y la subsecuente desaparición de algunos y su remplazo por otros. Tansley (1935), se refiere a una sucesión autogénica, señalando que es el remplazo de una comunidad vegetal por otra, lo que se debe a la mejor adaptación de las especies que constituyen la nueva comunidad, y a las condiciones ecológicas determinadas o provocadas por las especies que habitaban previamente la comunidad. Esto significa que las especies originales crean condiciones medioambientales que les son desfavorables o, por lo menos, que son más favorables para otras especies que, de ese modo, son capaces de invadir el área y reemplazar a las primeras.

Adicionalmente, Tansley (1935) se refiere a un tercer tipo de sucesión que denomina *biogénica* y que se entiende como aquella provocada por una interferencia brusca o repentina de un organismo vivo, como puede ser un animal, un hongo o el hombre, que altera significativamente un factor o recurso del medio ambiente, o destruye a una especie, permitiendo de ese modo un cambio en la composición o en la estructura de la comunidad y por lo tanto un cambio en la sucesión. Danserau (1957) y Knapp (1974) ejemplifican este último tipo de sucesión o de causa que origina una sucesión con el caso del hongo *Endothia parasitica* que eliminó en pocos años el árbol *Castanea dentata* de los bosques de Estados Unidos, promoviendo un nuevo proceso sucesional en el que finalmente se impusieron distintas especies de *Quercus*.

Si bien en un determinado hábitat un tipo de factores de la sucesión, alogénico o autogénico, puede ser predominante, ambos no son mutuamente excluyentes; por el contrario, el desarrollo de una comunidad forestal es generalmente producto de la acción de ambos tipos de procesos al mismo tiempo y de la interacción de ambos (Daubenmire, 1968; White, 1979). En efecto, la separación entre causas autogénicas o endógenas y alogénicas o exógenas, es difícil de realizar con claridad en el origen y desarrollo de las comunidades. Por ejemplo, el envejecimiento y la muerte de los árboles dominantes es un hecho común y natural que ocurre cada cierto tiempo, pero la causa última que produce la caída de esos árboles y el reinicio de un proceso sucesional es una turbulencia o un golpe de viento durante un temporal (White y Pickett, 1985); del mismo modo, la competencia entre las plantas en una comunidad en desarrollo es, en última instancia, determinada por los factores físicos del medioambiente (i. e. luz, agua, nutrientes, espacio) (Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974).

La creación de áreas primarias se produce mediante procesos exógenos o alogénicos. Estos procesos exógenos se asocian clásicamente a lo que White y Pickett (1985) llaman disturbios ("disturbance" en inglés) y que en castellano podrían llamarse más propiamente "alteraciones" naturales, en consideración a la especial connotación humana que tiene en castellano la expresión disturbio. En cualquier condición de desarrollo en que se encuentre una comunidad, o un ecosistema, puede operar en forma repentina una fuerza exógena, como los fenómenos de tipo catastrófico recientemente mencionados, que la destruyen total o parcialmente.

En esta área primaria se reinicia un proceso sucesional que significa el ingreso o invasión al área de especies que podrían tener efectos o influencias estocásticas sobre el desarrollo de las etapas sucesionales que subsiguen. Estas especies se conocen como *pioneras* o colonizadoras. A partir de ese momento se inician cambios sucesivos en el medioambiente y en las poblaciones que corresponden a la acción endógena o autogénica, mediante la cual las especies pioneras modifican el sustrato y desarrollan un microclima, de tal modo que otras especies pueden crecer y establecerse. Este proceso autogénico puede repetirse durante largo tiempo hasta llegar a la dominancia de algunas especies tolerantes o a la coexistencia de tolerantes e intolerantes. Sin embargo, en medioambientes fluctuantes o inestables es frecuente la acción de efectos alogérnicos que interrumpen periódicamente el proceso sucesional, que se vuelve a reiniciar no necesariamente de la misma manera.

Efectos medioambientales del proceso sucesional (tendencias sucesionales)

Originada un área primaria como consecuencia de un efecto alogénico del tipo "alteración" o "disturbio" masivo (White y Pickett, 1985), se inicia la acción de la autogénesis a partir de la invasión de las especies pioneras.

De acuerdo con Danserau (1957), los efectos autogénicos del proceso sucesional se pueden puntualizar como sigue:

A) Efectos sobre el suelo.
— Moderación del drenaje (deficiente o excesivo a regular).
— Adición de materia orgánica.
— Mejoramiento de la estructura (soltamiento o compactación).
— Aprovechamiento o liberación de elementos enterrados o químicamente enlazados.
B) Efectos sobre la vegetación.
— Aumento de la cobertura y biomasa.
— Utilización progresiva de capas o estratos sobre y bajo el suelo.
— Aumento progresivo de la sombra.
C) Efectos sobre el microclima.
— Atenuación de las temperaturas extremas.
— Reducción de las fluctuaciones de temperatura y humedad.
— Disminución de la evaporación, al menos cerca de la superficie del suelo.

Cada sucesión puede ser diferente de otra; sin embargo, es posible señalar las tendencias que se indican, además de lo puntualizado por Danserau (1957).

La vegetación pionera que se establece en un área primaria ejerce una importante influencia en el sustrato a través de su participación en la intemperización de las rocas; en la estabilización de las partículas de suelo por medio de las raíces en contra de los efectos del agua y de la gravedad; y en el aporte de material orgánico (Daubenmire, 1968). Estos efectos, unidos a los señalados por Danserau, contribuyen a un progresivo desarrollo del suelo a medida que avanza la sucesión, desarrollo que se visualiza en un aumento de la profundidad de la materia orgánica, y de la diferenciación de los horizontes en el perfil (Whittaker, 1975). El proceso de desarrollo del suelo es tan extenso en el tiempo como el de la sucesión misma, que se considera un proceso sin fin, por lo que raramente es posible encontrar un suelo totalmente maduro asociado a una sucesión terminada.

Por otra parte, la diferenciación en horizontes a lo largo del proceso de sucesión no ocurre tan claramente y muchos bosques en etapas finales de la sucesión poseen suelos teóricamente inmaduros (Drury y Nisbet, 1973), de modo que ambas aseveraciones de Whittaker, como él lo dice, deben ser sólo tomadas como tendencias. Un detallado análisis de los efectos autogénicos en el suelo durante el proceso sucesional es realizado por Daubenmire (1968).

En la medida en que progresa la sucesión y mejoran las condiciones del suelo para las plantas, éstas aumentan en altura y tamaño en general, los estratos o clases de copa se hacen cada vez más numerosos y diferenciados y aumenta la diversidad de especies habiendo remplazo de unas por otras. En las primeras etapas, en cambio, la masa de raíces bajo el suelo es mucho mayor que la de la parte aérea de las plantas, en tanto que en la etapa de árboles jóvenes y arbustos, la masa aérea es dos a tres veces la de raíces, y la etapa de bosque maduro puede ser cinco a seis veces mayor (Whittaker, 1975). Al mismo tiempo va aumentando el espesor de la capa de mantillo u hojarasca en el piso.

La diversificación de especies, el aumento de la estratificación y del tamaño de las plantas, contribuyen a la acumulación de nutrientes en sus tejidos, la que es diferente en las distintas etapas, siendo menor en las plantas pioneras y mayor en aquellas de etapas posteriores (Whittaker, 1975). Al mismo tiempo que aumenta la diversidad de plantas también tiende a hacerlo la de animales. Efectivamente, la comunidad se hace más compleja, desde comunidades pioneras muy simples hasta comunidades maduras más complejas y ricas. Sin embargo, en muchas sucesiones el bosque maduro, en las etapas muy avanzadas, es muy cerrado en sus doseles superiores; esto significa un exceso de sombra y, en general, cambios en el microclima, que determinan que la diversidad o número de especies disminuya en lugar de aumentar en las últimas etapas (Figura 7.2) (Margalef, 1968; Odum, 1969; Whittaker, 1975; Pichett, 1976; Schoommaker and Mc Kea, 1988).

La Figura 7.2 muestra para las distintas etapas sucesionales en el desarrollo de un bosque de *Pinus rigida-Quercus spp.*, los cambios que van ocurriendo en la productividad, la biomasa y la diversidad de especies. En el caso de la diversidad se observa que efectivamente hay una disminución consistente de ella a partir de 4 o 5 años de edad, cuando seguramente las diferentes especies de hierbas empiezan a ser inhibidas por los arbustos, proceso que se prolonga hasta que se inicia el establecimiento de jóvenes árboles de diferentes etapas sucesionales, lo que ofrece al sotobosque una variada gama de intensidades luminosas, entre los 14 y 20 años de edad de la comunidad. Entonces se produce nuevamente cierto aumento en la diversidad, el que decrece nuevamente hacia las etapas finales de la sucesión como consecuencia del cierre del dosel y desaparición de muchas especies incapaces de mantenerse en un medio sombrío o de fuerte competencia radical. Esto significa que también puede disminuir en estas etapas la estratificación vertical de la comunidad, pudiéndose llegar al extremo de un par de estratos, uno constituido por el dosel arbóreo de una especie muy tolerante, como puede ser el caso de *Aextoxicon punctatum* en algunas comunidades, y otro por algunas especies arbustivas de bajos puntos de compensación.

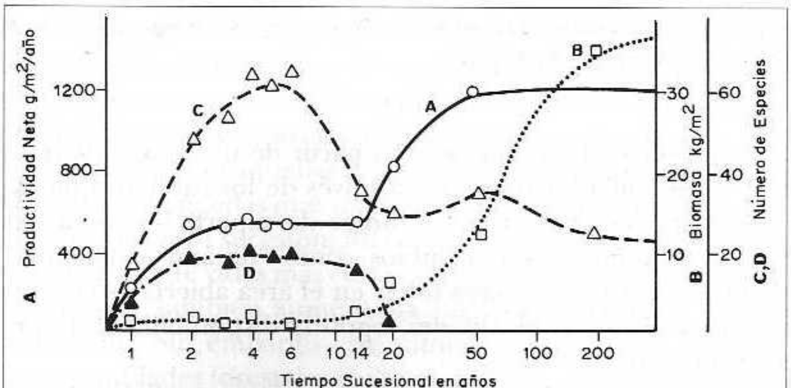


Figura 7.2. – *Productividad, biomasa y diversidad durante una sucesión en bosque de* Pinus rígida-Quercus spp. *en Nueva York (De Whittaker, 1975).*

Junto a la riqueza y diversidad de especies, se producen también cambios parecidos en la densidad de las plantas leñosas durante la sucesión en los bosques templados. En un bosque del suroeste de Japón se encontró que la densidad aumenta en las primeras etapas de una sucesión secundaria, alcanza un máximo en el bosque maduro de *Quercus-Castanea* y disminuye hacia la etapa final de *Fagus crenata* (Nakagoski y Wada, 1990). Simultáneamente aumenta el área basal, observándose un proceso de auto-raleo.

El desarrollo del suelo y de la vegetación se manifiesta además en un aumento de la reserva de nutrientes que se acumula en los organismos vegetales y animales y en la materia orgánica en el suelo. Con frecuencia se observan disminuciones del pH del suelo, es decir, cierta acidificación, que dependerá del tipo de material rocoso y de vegetación (Daubenmire, 1968; Kershaw, 1973; Christensen y Peet, 1984). Del mismo modo se observa un aumento en la mineralización del nitrógeno y en la nitrificación, por lo menos en las primeras etapas sucesionales (Daubenmire, 1968; Kershaw, 1973; Robertson and Vitousek, 1981) (Figura 7.3). Otros nutrientes, también deficientes en algunos tipos de rocas en las primeras etapas sucesionales, como fósforo y azufre, se acumulan a lo largo del proceso sucesional (Daubenmire, 1968).

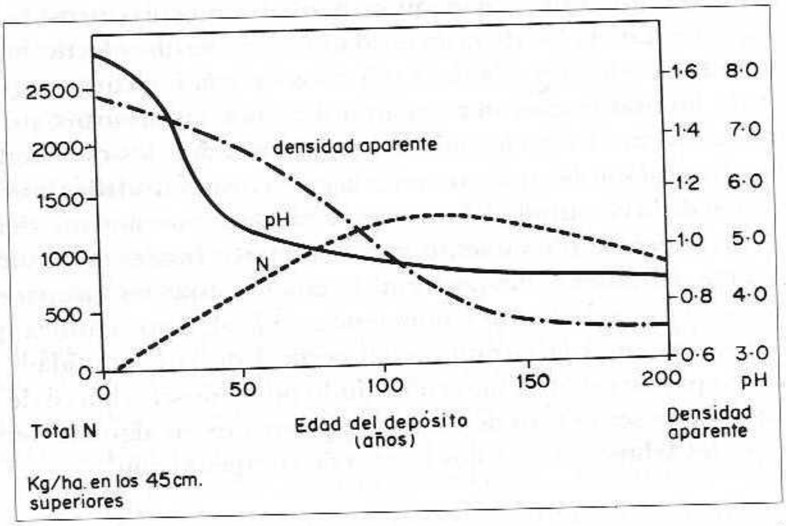


Figura 7.3. – *Disminución del pH y de la densidad aparente del suelo y aumento del nitrógeno total a medida que avanza la sucesión forestal (Modificado de Crocker y Major, 1955).*

El cambio que se produce en la vegetación a partir de un área cubierta después de la destrucción de un bosque, puede visualizarse a través de los cambios que experimenta la superficie foliar, que se puede evaluar como índice de superficie o área foliar. Waring y Schlesinger (1985) se refieren a estos cambios como "dinámica del dosel". Antes del establecimiento de otra vegetación, el área foliar en el área abierta es cercana a 0. Pero la vegetación se recupera a distintas velocidades según la disponibilidad de propágulos y la severidad del medioambiente.

En el bosque tropical, la recuperación hasta llegar a una superficie foliar similar a la del bosque maduro, se alcanza en el lapso de algunos meses si la fertilidad del suelo no ha sido drásticamente alterada. En bosques templados caducifolios talados, la cobertura de arbustos de las primeras etapas puede restablecer una superficie foliar igual a aquella de un bosque caducifolio maduro en un período de 3 años después de la corta. En áreas dominadas por coníferas de larga vida, el proceso de cierre del dosel puede ser muy lento, hasta de un siglo o más.

En los bosques mixtos se observa una disminución temporal de la superficie foliar. Ello ocurre debido a la muerte y caída de un gran número de árboles coetáneos pertenecientes a los dominantes de etapas iniciales. Ellos crean claros que liberan a especies tolerantes establecidas en el sotobosque, pero de todas maneras se produce un retraso en la recuperación de la superficie foliar y si el proceso de formación de claros continúa podrá no alcanzarse nunca la superficie foliar que poseía el bosque coetáneo inicial.

En la Figura 7.2, además del cambio en la diversidad de especies a lo largo de la sucesión, junto al desarrollo del suelo y de la estructura de la comunidad, y al aumento en el uso de los recursos del medio ambiente, se muestra la tendencia de aumento de la productividad primaria neta y de la biomasa durante el mismo proceso. La productividad primaria neta de un bosque consiste en la cantidad de madera formada en los árboles en pie más la cantidad de materia orgánica acumulada en otros tejidos de más corta duración en una unidad de superficie determinada y durante una unidad de tiempo determinada. Al discutir el concepto de productividad se debe considerar que ella consiste en la acumulación del producto de la fotosíntesis en el follaje y su distribución hacia los tejidos, menos el consumo por efecto de la respiración y consumo directo por animales y microorganismos. En la Figura 7.2 se observa que la productividad neta es baja en una primera etapa sucesional (primer año) caracterizada por yerbas (175 g/m^2/año), aumentando a 500 g/m^2/año en la etapa de pradera, durante la cual se mantiene constante por una década, para aumentar rápidamente durante una etapa de arbustos, a los cuales se van sumando gradualmente árboles jóvenes, hasta que en alrededor de 20 años se llega a un bosque joven de *Pinus-Quercus* (44 a 55 años) con una productividad de 1200 g/m^2/año, condición estable que persiste en el bosque maduro (Whittaker, 1975). Sin embargo, es normal que la productividad pueda disminuir ligeramente en la última etapa de la sucesión, debido a la disminución de la capacidad fotosintética de los árboles viejos y senescentes, en que la respiración se hace casi igual a la productividad bruta. La biomasa también aumenta durante la sucesión, porque ello consiste en la productividad acumulada en el tiempo, es decir, la masa viva o comunidad (biotopo) del ecosistema medida en peso por unidad de superficie. Esto implica que el cuociente entre biomasa y productividad, es decir, el crecimiento, va aumentando con la sucesión. En el caso ejemplo de bosque de *Quercus-Pinus*, la biomasa alcanza a 1 kg/m^2 en las etapas de hierbas y pasto, por un período cercano a los 10 años, aumenta a 12 kg/m^2 en la etapa de bosque joven (55 años de edad) y a 30 a 40 kg/m^2 en la etapa de bosque maduro, donde el cuociente biomasa/productividad puede alcanzar 25 a 35 en este bosque maduro (Whittaker, 1975).

A lo largo del proceso sucesional, las poblaciones de especies van siendo remplazadas unas por otras en la medida que los factores del medioambiente se van haciendo primero limitantes, luego críticos, para aquellas especies que son remplazadas, al mismo tiempo que se hacen favorables para aquellas que remplazan. Esta tasa de remplazo se va haciendo más lenta a medida que avanza la sucesión; una causa de ello es que las especies de las primeras etapas de la sucesión son de vidas más cortas y van siendo remplazadas por especies de larga vida. Esto significa que también aumenta la *estabilidad* relativa de las comunidades en el avance de la sucesión. Sin embargo este último aspecto no se cumple realmente en la mayoría de las comunidades forestales chilenas. Ello se verá en profundidad cuando se trate la dinámica de los tipos forestales de la región austral de bosques chileno-argentinos. Por ejemplo en los bosques andinos dominados por *Nothofagus*, estas especies son las pioneras y son más longevas que las especies tolerantes de etapas más avanzadas (Veblen y Ashton, 1978; Veblen y Donoso, 1987), lo mismo es válido para los bosques de *Fitzroya cupressoides*, en que esta especie actúa muchas veces como pionera y permanece como dominante en todas las etapas sucesionales debido a su gran longevidad (Donoso *et al.*, en prensa).

En definitiva, las etapas finales van tendiendo a una menor entropía (Odum, 1969), es decir, a tener una condición más simple, ordenada y estable, que teóricamente tiene su expresión máxima en una etapa o comunidad final que clásicamente se conoce como *clímax*. A ella se referirá la siguiente sección.

Conceptos relacionados con el clímax

En el momento actual casi no es posible referirse a la idea de sucesión vegetal sin pensar simultáneamente en los conceptos de dinámica de la vegetación y clímax. La dinámica de la vegetación indica cualquier proceso de cambio en las comunidades vegetales que puede ir desde un cambio estacional hasta uno post-glacial y que incluye a la sucesión. Ésta se refiere a una escala intermedia e implica una cierta direccionalidad en los cambios.

Clímax es un concepto más bien abstracto, complementario al de sucesión y que se refiere a un estado general de equilibrio en el cual pueden terminar todas las sucesiones. De esta manera, generalizado y tomado como una abstracción es claramente útil como herramienta que permite la comunicación y la materialización del concepto de sucesión en el sentido de reconocer la tendencia de la vegetación a llegar al equilibrio con el medio ambiente prevaleciente y con el régimen de alteraciones existente (Pickett y McDonnell, 1989).

La discusión alrededor de la idea del clímax en ecología ha sido permanente. Para enfrentarla es conveniente partir desde su origen que se encuentra en los trabajos de Clements (1916, 1936).

La conceptualización del clímax expresada por Clements representa una teoría, calificada por algunos autores como escuela de pensamiento, conocida como la teoría del *monoclímax*. Clements se refirió al clímax como a un estado o etapa final más o menos permanente de una sucesión particular que es característico de un área determinada. Para Clements la comunidad clímax constituía "un organismo complejo irreparablemente conectado con su clima y a menudo con una extensión continental". Textualmente dice Clements:

> "La formación clímax es una entidad orgánica, un organismo, que creció, maduró, morirá y es capaz de reproducirse a sí mismo".

La relación clímax-clima es de primera importancia según este concepto. El concepto fundamental señalaba que todas las comunidades de una región climática experimentaban procesos sucesionales que conducían a una comunidad clímax única. Esta idea significa que todas las diferencias existentes entre los hábitat de una región climática, debidas por ejemplo al suelo o a la topografía, son eliminadas a medida que avanza la sucesión, y convergen hacia una comunidad clímax única, que refleja esencialmente al clima regional.

Se cuestiona la ocurrencia real de esta etapa final llamada clímax climático. Además del factor clima, influyen en el origen y desarrollo de la comunidad los factores suelo y material parental, topografía y los organismos, los cuales varían significativamente dentro de cualquier región climática. Estos factores determinan el desarrollo de comunidades diferentes y también en equilibrio. De acuerdo con la teoría organísmica clementsiana del monoclímax, estas comunidades estables controladas por otros factores aparte del clima, son excepciones que, de todas maneras, están destinadas finalmente a llegar a ser clímax climáticos.

Estas excepciones son identificadas por la teoría del monoclímax mediante una profusa y compleja terminología especial, que reconoce la existencia de ese tipo de comunidades, pero al mismo tiempo, las identifica como etapas dentro del proceso conducente a una comunidad clímax. En forma general, Clements (1936) llama proclímax a todas estas comunidades que "simulan" al clímax en términos de estabilidad y permanencia. Distingue cuatro tipos de proclímax con términos que son los que se han conservado:

— *Subclímax*: etapa que precede al clímax en toda sucesión, que puede durar largo tiempo, pero que finalmente será reemplazada por el clímax verdadero.

— *Disclímax*: corresponde a una comunidad que resulta de la modificación o remplazo del clímax verdadero o de un cambio en la dirección de la sucesión, como consecuencia de una alteración producida por el hombre o por animales domésticos. Así, el hombre puede producir disclímax mediante las cortas selectivas, conocidas como floreo, por ejemplo de *Nothofagus alpina* en los bosques andinos de Chile. Agentes naturales, como pestes que eliminan una especie, producen una condición de disclímax, como es el caso de la eliminación de *Castanea dentata* por la introducción del hongo *Endothia parasitica* en Estados Unidos.

— *Preclímax*: comunidad dentro de una región climática en que la vegetación refleja una condición menos favorable o más xérica que la del promedio de las comunidades. Esta condición se debe frecuentemente a mayor temperatura y mayor sequedad, inducidas por características del suelo (arenas) o de topografía (exposiciones norte).

— *Postclímax*: comunidad dentro de una región climática en que la vegetación refleja una condición más favorable o más mésica que la del promedio de las comunidades. Es el opuesto del preclímax, y se debe a efectos de menor temperatura o menor humedad, inducidos por condiciones de suelo que logran mantener la humedad dentro de un ambiente general más seco, o de topografía como exposiciones sur, más húmedas y más frescas.

Frente a las inconsistencias y rigidez de la teoría del monoclímax, surgió el concepto de *policlímax*. Esta idea fue propuesta inicialmente por Tansley (1939) y enfatizada por otros autores, especialmente Daubenmire (1968). De acuerdo con esta teoría, las comunidades dentro de una región climática experimentarán cambios sucesionales que variarán en función de las condiciones específicas del medio ambiente donde se encuentran, de lo cual resultarán comunidades clímax diferentes, en equilibrio con las condiciones edáficas, bióticas, topográficas o controladas por otros factores, como el fuego (Daubenmire, 1968), propias de sus hábitat. De acuerdo con esta idea, el paisaje de una región climática estará constituido por un mosaico de comunidades diferentes, determinado a su vez, por un mosaico de hábitat distintos, correspondientes a diferentes tipos de roca o de suelo, a diferentes condiciones de humedad o de drenaje del suelo, a distintas situaciones topográficas, como exposiciones, pendientes o altitudes diferentes.

Evidentemente habrá un tipo de estas comunidades que es dominante en el paisaje regional, que es aquel que se encuentra en las condiciones más frecuentes o comunes de hábitat, y que caracteriza a una región que, sobre la base de él, podrá definir una zona biogeoclimática, o una zona vegetacional o, en el caso de la vegetación forestal, un tipo forestal en el cual puede encontrarse inserto otro tipo forestal que corresponde a un constituyente menor del mosaico vegetacional. Así, por ejemplo, el tipo forestal siempreverde ocupa una amplia región biogeoclimática (Donoso, 1981b; 1989b), que presenta una enorme variedad de condiciones medioambientales que dan origen a un mosaico de innumerables tipos de comunidades constituidas por variadas combinaciones de más de 20 especies diferentes (Figura 3.22); entre ellas se encuentran tipos forestales diferentes constituidos por *Fitzroya cupressoides* (tipo forestal Alerce), *Pilgerodendrom uviferum* (tipo forestal Ciprés de las Guaitecas). *Nothofagus pumilio* (tipo forestal Lenga), etc., cada uno de los cuales se ubica en condiciones edáficas o topográficas muy particulares.

En ambas teorías del clímax se mantiene el concepto de estabilidad de las comunidades clímax, pero difiere el concepto en cuanto a la escala de tiempo. Según la teoría del monoclímax, el que todas las comunidades de la región alcancen las condiciones de estabilidad relativa propia del clímax es sólo un problema de tiempo. La escuela del policlímax establece, en cambio, que las comunidades ubicadas en hábitat edáficos, topográficos o bióticos muy diferentes alcanzan la condición de estabilidad en una escala de tiempo inferior. De acuerdo con el concepto de monoclímax o clímax climático, en un período suficientemente prolongado de tiempo, los factores edáficos, e incluso los topográficos serán reducidos a una condición de uniformidad por acción del clima y, correspondientemente la vegetación se desarrollará también uniformemente (Krebs, 1972; Kershaw, 1973; Mueller-Dombois y Ellenberg, 1974). Indudablemente esta idea implica una escala de tiempo geológica, en la cual no caben las predicciones efectuadas a la escala de tiempo de la vida humana.

En cuanto se refiere a la geomorfología, al suelo, e incluso al clima y a las especies, no es previsible un cambio gradual y direccional que lleve a una condición de uniformidad; por el contrario, el paisaje está sujeto a cambios y fluctuaciones de variable envergadura, como son aquellos derivados de las erupciones volcánicas y movimientos sísmicos en una escala de tiempo relativamente reducida, o los originados por los fenómenos de glaciación y desglaciación que están ligados con cambios climáticos ocurridos a escalas de tiempo mayores. Visto el problema sucesional a esas escalas de tiempo y no a una escala de tiempo ecológica en que el hombre es capaz de predecir, se puede concluir que la condición de estabilidad propia del clímax es inalcanzable y que se trata de un concepto abstracto utilizable por el hombre como herramienta de predicción dentro de los límites de su escala de tiempo.

Whittaker (1953, 1974) desarrolló una hipótesis alternativa a la del policlímax que en castellano (español), podría llamarse hipótesis o teoría del *gradiente de clímax* (clímax-pattern hypothesis). Como la idea del policlímax está basada en la teoría de las comunidades discretas, la teoría del gradiente de clímax tiene su base en el concepto individualístico de la vegetación (Gleason, 1926, 1939) y en la teoría del continuum de Curtis y McIntosh (1951). Tomando como base estos conceptos, Whittaker formula su hipótesis de la siguiente manera:

— Los medioambientes de una región constituyen un sistema complejo de gradientes medioambientales que puede significar una variación gradual de diferentes factores del medioambiente, como la precipitación, el drenaje, la profundidad del suelo, la temperatura, etc., en diferentes direcciones.

— En cada punto de esta región hay diferencias en los factores del medio ambiente que determinan las características de las comunidades serales y del clímax, aun cuando puede entenderse la existencia de un macroclima regional más bien abstracto. De este modo, puesto que el clímax se entiende como una comunidad adaptable a las características de su propio hábitat, en cada punto de la región las comunidades sucesionales se desarrollarán hacia su propio clímax.

— Como los factores del medio ambiente varían a lo largo de un gradiente continuo, las comunidades clímax, adaptadas a sus respectivos medioambientes deberán variar también continuamente, traslapándose a lo largo del gradiente medioambiental. En otros términos, a un gradiente medioambiental corresponderá un gradiente de comunidades clímax, excepto en aquellos puntos en que las comunidades se encuentran en etapas anteriores de la sucesión.

— Del mismo modo que en la teoría del policlímax, Whittaker señala que en este gradiente continuo de comunidades clímax se encuentra comúnmente un tipo de comunidad clímax más frecuente que puede llamarse comunidad clímax regional prevaleciente.

La gran región biogeoclimática cubierta por el tipo forestal siempreverde (Donoso, 1981b; 1989b) sirve otra vez para ejemplarizar la hipótesis del gradiente de clímax de Whittaker. Por ejemplo, si se efectúa un transecto en la Cordillera de la Costa de Valdivia en el sentido oeste-este, se encontrarán comunidades clímax dominadas por *Aextoxicon punctatum* en las áreas más bajas, las cuales van dejando paso gradual hacia las mayores altitudes a comunidades clímax dominadas por *Eucryphia cordifolia, Laurelia philippiana y Saxegothaea conspicua* entre otras, luego por *Nothofagus nitida* y, finalmente, en las cimas, por *Fitzroya cupressoides,* con interrupciones de comunidades en etapas serales iniciales o intermedias, como son los renovales de *Drimys winteri* o de *Nothofagus nitida* (Figura 3.22 y 3.23). Naturalmente que superpuesto a este gradiente de comunidades clímax se encuentra un continuo poblacional de cada especie, determinado por sus propios rangos de tolerancias individuales.

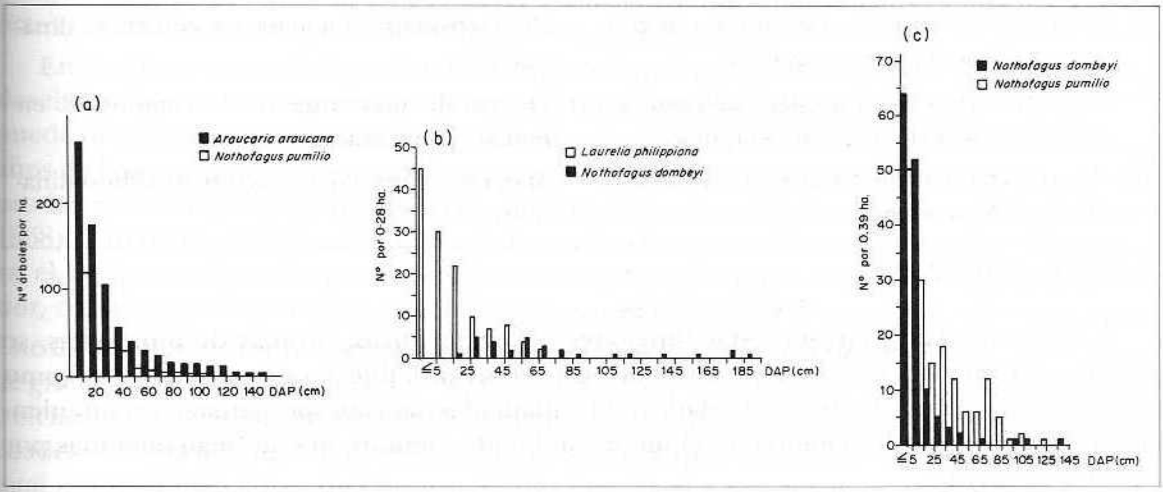


Figura 7.4. – a) *Gráfico de distribución diamétrica que muestra la J-inversa de las edades (y diámetros) de Araucaria araucana como especie que se autorremplaza en el bosque.* b) *Gráfico que muestra la distribución de diámetros de la especie* Nothofagus pumilio *que no es capaz de autorremplazarse, en contraste con Araucaria araucana que sí lo está haciendo en el mismo bosque.* c) *Gráfico que muestra a* Nothofagus pumilio *con un comportamiento diferente cuando crece junto a* Nothofagus dombeyi (a) y b) *Schmidt et al., 1977, 1979;* c) *Veblen, 1982).*

Daubenmire (1968) y Kershaw (1973) señalan que se pueden considerar como clímax aquellas comunidades para las cuales no hay evidencia de remplazo y la tasa de cambio se hace mínima. Esta frase muestra que es consustancial al concepto de clímax el de *estabilidad* de la comunidad. Es conveniente insistir en el significado de este concepto, en lo que se refiere a comunidades y ecosistemas; jamás la naturaleza, y por lo tanto los ecosistemas, es estática. Ninguna parte de un ecosistema clímax permanecerá estática debido a las fluctuaciones medioambientales; sin embargo puede permanecer relativamente constante durante un período prolongado. Según Whittaker (1975), para diferentes aspectos de la comunidad clímax, se puede esperar lo que en inglés se denomina una condición de *steady state*, que en castellano podríamos interpretar como una condición de *equilibrio dinámico*. Margalef (1969) señala que "un sistema es estable si, cuando cambia desde una condición de equilibrio dinámico (steady state), desarrolla fuerzas que tienden a devolverlo a su condición original". Esta condición es aplicable esencialmente a diferentes aspectos de la comunidad clímax, lo que se puntualiza siguiendo a Whittaker (1953, 1975) (Tabla 7.2).

Tabla 7.2. – Funciones de la comunidad que deben balancearse para que los diferentes aspectos de ella alcancen y se mantengan en equilibrio dinámico ("steady state")

Funciones balanceadas de la comunidad	Aspecto de la comunidad en equilibrio dinámico
1. Tasa de nacimientos con tasa de mortalidad.	Población y composición de especies en equilibrio.
2. Productividad primaria bruta con la respiración total	Productividad de la comunidad en equilibrio o steady state. Productividad neta → 0
3. La producción con la utilización de la materia orgánica.	La masa viva o biomasa de la comunidad en equilibrio dinámico.
4. Energía solar captada por fotosíntesis con energía liberada por respiración.	Productividad y biomasa en equilibrio dinámico.
5. Captación de nutrientes del suelo por las raíces y retorno de nutrientes al suelo.	Fuente de nutrientes de la comunidad en equilibrio dinámico.
6. Tasa de aporte de materia orgánica con tasa de descomposición	Materia orgánica del suelo en equilibrio dinámico.

Fuente: Whittaker (1953, 1975).

Las comunidades en que estas funciones y características, propias de todas ellas, se encuentran en balance o en steady state se podrán identificar conceptualmente como comunidades clímax. Estas comunidades están adaptadas para autoperpetuarse, manteniendo en equilibrio sus funciones con el medio ambiente, siempre que no sean alteradas por factores exógenos.

En la práctica no siempre es fácil distinguir o interpretar a las comunidades clímax. El límite o diferencia entre estas supuestas comunidades terminales y las comunidades serales que las preceden puede ser muy sutil. Desde el punto de vista de la estabilidad sólo se puede decir que la comunidad clímax es relativamente estable comparada con las comunidades serales, mayor estabilidad relativa que se manifiesta porque los cambios son fluctuaciones alrededor de valores medios en las comunidades clímax, mientras que los cambios que se producen durante la sucesión, en las comunidades que preceden al clímax, son direccionales.

Algunos criterios para reconocer el clímax son considerados por Whittaker (1953, 1974, 1975) basándose en una amplia revisión bibliográfica.

Entre las evidencias consideradas son especialmente destacables las siguientes:

1. La estructura poblacional de la comunidad entrega la evidencia más clara de estabilidad. Si hay una condición de equilibrio debe haber un cierto balance entre el ingreso a la

comunidad de individuos que nacen y la pérdida de individuos que mueren. Este balance debe producirse a nivel poblacional, es decir, de las especies, y se manifiesta en la germinación de las semillas y el crecimiento de las plántulas y su establecimiento como brinzales y latizales, en cantidad suficiente como para reemplazar a los árboles dominantes que mueren. Esta condición se refleja en curvas de distribución de edades (o de tamaño si se demuestra correlación positiva entre edad y tamaño, usualmente Dap) del tipo J inversa o exponencial negativa. En la Figura 7.4a, la especie *Araucaria araucana* muestra su capacidad para autorremplazarse bajo el dosel relativamente claro o abierto de los dominanates de la misma especie, a través de la curva de J-inversa, formando una comunidad que se autoperpetúa. En otros bosques, en cambio, las especies jóvenes que crecen en el sotobosque difieren de las que dominan en el dosel superior, y son capaces de llegar a ese dosel, mientras que las que dominan en ese momento son especies que invadieron el área en el pasado y son incapaces de autorremplazarse y mantenerse en la comunidad. Su distribución de edades (o de tamaños) es generalmente del tipo acampanado o normal y desplazada hacia la derecha en el gráfico. Este gráfico (Figura 7.4b) muestra a la especie invasora original, *Nothofagus dombeyi*, con distribución normal y la especie *Laurelia philippiana* que se autorremplaza.

Las especies que se comportan como *Nothofagus dombeyi* se llaman sucesionales. Las que se comportan como *Laurelia philippiana* en este caso, se supone que deben ser tolerantes a la sombra y a la competencia de las sucesionales y de ellas mismas. Sin embargo, es posible que una especie sucesional en un medio ambiente, como lo es *Nothofagus pumilio* frente a *Araucaria araucana*, se comporte como de equilibrio o autosuficiente en otro medio ambiente, como ocurrre cuando se asocia con *Nothofagus dombeyi* (Figura 7.4c).

En muchas comunidades el establecimiento de plántulas y el remplazo subsiguiente del dosel dominante no es continuo y ocurre a intervalos irregulares de varios años, hecho que puede deberse a incendios u otros fenómenos alogénicos periódicos o ser consecuencia de años de buenas condiciones para la germinación y establecimiento de plantas como puede producirse en los límites fríos y secos de la distribución dde las especies (Daubenmire, 1968). También, en algunos bosques, la reproducción puede llevarse a cabo sólo en claros en el bosques originados por muerte o destrucción de algunos individuos del dosel superior, como ocurre en muchos casos en los bosques templados y tropicales sudamericanos. Este último tipo de reproducción ocurre, por ejemplo, en los bosques de *Fitzroya cupressoides* de grandes tamaños (Donoso *et al.*, 1993). En estos casos la reproducción puede ser episódica o cíclica a través de pulsos de reproducción que se manifiestan en curvas de distribución de edades correspondientes a pequeños bosquetes o grupos de árboles coetáneos, que en el total entregan una curva de J-inversa, indicadora de que hay autoremplazo, y que se trata de una comunidad clímax.

2. Deben encontrarse en balance las funciones de la comunidad indicadas en la Tabla 7.2 para que los diferentes aspectos o tendencias de las que van progresando durante la sucesión, se encuentren en equilibrio dinámico o steady state. Entonces se podrá reconocer una comunidad clímax.

3. En concordancia con las teorías del policlímax y del gradiente de clímax es normal encontrar en el terreno que un tipo de hábitat particular, como pueden ser las exposiciones norte a una altitud determinada en la Cordillera de los Andes, constituyen el medio ambiente donde se desarrolla un tipo también particular de comunidad clímax. Si la vegetación no ha sido alterada, deberá constituir similares tipos de comunidades clímax en todos los hábitat similares. Por el contrario, si en el área hay alteraciones de la vegetación,

ésta estará constituida por comunidades clímax y comunidades alteradas en distintas etapas sucesionales, las primeras deberán reconocerse por la estructura poblacional que indica su autoperpetuación y por parámetros máximos como el mayor tamaño de los individuos y la mayor biomasa.

Esta condición de distintas etapas sucesionales de comunidades en hábitat similares, comunidades que se supone pueden llegar a la misma condición clímax, permite estudiar el proceso sucesional ordenado a estas distintas comunidades en series sucesionales. Este método ha sido utilizado por Stone y McBride (1973) en un estudio en las dunas de Asilomar en California con el nombre de "sustitución de tiempo por espacio".

4. Lo señalado en este punto está indicando que las diferentes comunidades sucesionales en un cierto tipo de hábitat, que se han producido por alteraciones del medioambiente en diferentes momentos, deberán converger hacia comunidades clímax similares. La convergencia de las comunidades en el área es parcial, puesto que comunidades que se desarrollan en hábitat diferentes, como pueden ser exposiciones sur y norte a la misma altitud, o comunidades en las altitudes intermedias y en las áreas costeras, por ejemplo en la Cordillera de la Costa de Valdivia, culminarán en diferentes comunidades clímax. En el último caso, por ejemplo, las comunidades clímax próximas al mar estarán dominadas especialmente por *Aextoxicon punctatum* (Donoso, 1981b), en tanto que las de media altitud tendrán una mezcla de varias especies con predominio de otras distintas de *Aextoxicon punctatum* (Veblen *et al.* 1981; Donoso, 1989b).

3. Cambios cíclicos de la vegetación

En los títulos precedentes hemos analizado los cambios en las comunidades vegetales que son conocidos como sucesiones y que se caracterizan por ser direccionales o lineares, en el sentido de que a través de una serie de etapas conducen hacia una comunidad clímax que se asume como estable y en equilibrio con su medio ambiente; bajo esta condición se supone que los cambios terminan. Es importante insistir en este punto, en cuanto a que, efectivamente, cesa o disminuye ostensiblemente la tasa de cambios direccionales, pero la dinámica de la comunidad persiste y se manifiesta en una serie de cambios que constituyen *fluctuaciones alrededor de un valor medio.* Estos cambios cíclicos que se producen por causas intrínsecas de la vegetación, como interrelaciones de las especies, ocurren en pequeña escala repitiéndose en diferentes puntos de la comunidad. En términos generales no forman parte de la sucesión.

Los cambios cíclicos pueden ser estacionales y no estacionales; los primeros se producen año a año y pueden ser consecuencia, por ejemplo, de que una especie se desarrolla en una estación (otoño o primavera) y muere al final de ella, siendo reemplazada por otra en la estación siguiente (invierno o verano), ciclo que se puede repetir una y otra vez. Pero otros casos de ciclos no estacionales (los ciclos más claros de esta dinámica cíclica de la vegetación), se dan en algunas comunidades arbustivas y fueron especialmente estudiados por Watt (1947) en Escocia. Algunos de estos casos se citan como ejemplo. En Escocia se desarrollan comunidades de Ericáceas dominadas por la especie del género *Calluna (Calluna vulgaris).* Esta especie va perdiendo vigor a medida que crece, lo que permite que el área sea invadida por líquenes del género *Cladonia,* los cuales, a su vez, terminan por envejecer y morir, dejando el suelo desnudo. Esta nueva situación es aprovechada por la ericácea *Arctostaphylos,* que invade el área. Sin embargo, a partir del suelo desnudo o del área invadida por *Arctostaphylos,* se dan las condiciones para que nuevamente *Calluna* pueda invadir el área, desplazando a otras especies, situación con la que se cierra el ciclo (Figura 7.5).

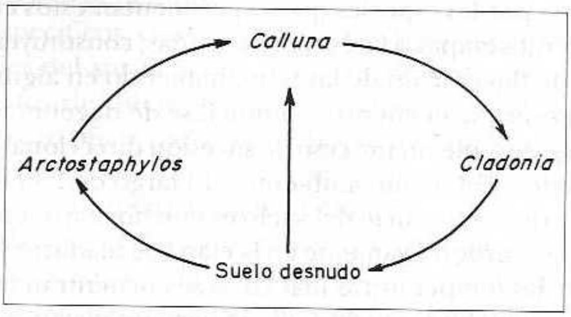


Figura 7.5. – *Esquema que muestra los cambios cíclicos en comunidades de Ericáceas en Escocia (Watt, 1947).*

Otros casos similares con Ericáceas y helechos en que se produce un ciclo que consta de algunas fases, son descritos por Watt (1947) como sigue, ejemplarizando siempre con el caso de *Calluna*:

— Fase pionera: establecimiento y crecimiento inicial de *Calluna,* en manchones con muchos individuos: 6 a 10 años de duración.
— Fase de construcción: máxima cobertura de *Calluna* con floración vigorosa y pocas plantas asociadas: 7 a 15 años de duración.
— Fase de madurez: se inician huecos por muerte en el dosel de *Calluna* y otras especies invaden el área: 14 a 25 años.
— Fase de degeneración: Mueren más individuos de *Calluna* y se hacen muy comunes los líquenes y briófitos: 20 a 30 años de duración.

La productividad de cada una de estas fases sigue una curva en que ella aumenta en las primeras fases, alcanzando un máximo en la fase de madurez, y reduciéndose en la fase de degeneración (Figura 7.6).

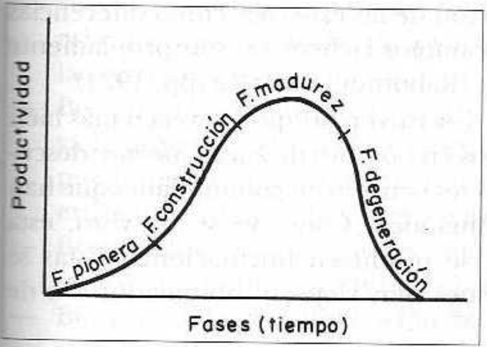


Figura 7.6. – *Curva generalizada de productividad de las fases del ciclo de Watt (1947).*

Watt (1955) describe también ciclos en que interactúan las habilidades competitivas de dos especies, la ericácea *Calluna* y el helecho *Pteridium aquilinum,* mostrando que se produce una relación entre ambas. Cuando *Calluna* se encuentra en su etapa de final de la construcción y principio de la madurez, en que expresa su mayor habilidad competitiva, el helecho se encuentra en su mínimo desarrollo. Al revés, cuando *Calluna* degenera, el helecho alcanza su etapa de madurez. Esto refleja una interrelación entre la edad y la habilidad competitiva de una especie, lo que es propio de la mayoría de las plantas leñosas (Kershaw, 1973).

En un área dominada por las especies que experimentan estos ciclos se encontrarán en todo momento las diferentes etapas o fases representadas, constituyendo un mosaico. Habrá un estado permanente de fluctuación de las fases, habiendo en algunos puntos una especie más abundante mientras otra se encuentra en una fase de degeneración.

Del mismo modo que durante un proceso de sucesión direccional, en unos de los cambios cíclicos habrá una reacción del medio ambiente a lo largo de las fases de un ciclo. Así por ejemplo, la temperatura de la superficie del suelo es mucho mayor en la fase de construcción durante el verano y decrece progresivamente en la etapa de madurez y en la de degeneración. En invierno, en cambio, las temperaturas más bajas se encuentran en las fases pioneras y de degeneración, en que la baja biomasa de *Calluna* permite mayor pérdida de radiación. La luminosidad en el suelo, a su vez, es de 10 a 20% del total en las etapas de construcción y madurez, de 60 a 80% en la pionera y de 40 a 60% en la de degeneración. La interrupción de la precipitación es máxima también en las etapas de construcción y madurez y disminuye sucesivamente en las de degeneración y pionera (Kershaw, 1973).

Watt (1925) se refirió también a la regeneración en ciertos bosques como un proceso cíclico, particularmente en bosques abiertos de *Fagus sylvatica*. Él señala que la muerte de un gran árbol maduro de Haya produce un claro en el dosel y en el piso del bosque que queda inicialmente desprovisto de vegetación, constituyendo la primera fase del ciclo. A continuación, el sitio es invadido por especies de *Oxalis spp.* y luego *Rubus spp.*, que representan las dos fases siguientes del ciclo. En forma paralela se establecen plántulas de *Fagus sylvatica* y de *Fraximus sp.* derivadas de semillas provenientes de los alrededores. Eventualmente los fresnos son dominados por los brinzales de Haya y se cierra el claro. El ciclo se completa con la degeneración y muerte de las hayas colonizadoras, con lo que se inicia nuevamente el ciclo.

En general es posible visualizar que los cambios cíclicos producidos en comunidades como las descritas por Watt (1947) implican cambios en la composición de especies, que a su vez originan cambios en el medioambiente; es decir, en esas comunidades están operando los factores autogénicos propios de la sucesión. Por lo tanto, es posible considerar a esos tipos de cambios cíclicos como sucesionales, mientras que hay otros procesos cíclicos que implican sólo cambios cuantitativos en la representación de las especies, como diferencias de densidad, frecuencia o cobertura. Estos últimos cambios cíclicos no son propiamente sucesionales y han sido definidos como fluctuaciones (Rabotnov, 1974; Knapp, 1974).

La mayor parte de los cambios cíclicos que se han descrito en bosques parecen más bien corresponder a dichas fluctuaciones, incluidos aquellos en bosques de *Fagus sylvatica* descritos por Watt (1925). Estos cambios cíclicos o fluctuaciones ocurren en comunidades que han alcanzado una condición clímax o de equilibrio dinámico. Como ya se ha visto, esta comunidad clímax no es estática, sino que en ella se producen fluctuaciones. Éstas se manifiestan muy claramente en la muerte de individuos muy viejos o sobremaduros o de individuos enfermos.

Las muertes y caídas de estos individuos se producen permanentemente en diferentes partes del bosque; en los claros formados aparecen plántulas nuevas y las ya establecidas pueden, eventualmente, crecer y alcanzar los doseles superiores. En la mayor parte de los casos en los claros creados por la caída de viejos árboles se establecen individuos de rápido crecimiento intolerantes, si es que logran alcanzar la luz en el dosel superior antes que éste se cierre, o por individuos más tolerantes que se encontraban creciendo bajo el dosel y que aceleran su crecimiento al aumentar la luz y ser liberados de competencia radicular. En estos casos es muy débil la separación o diferencia que puede establecerse entre una sucesión secundaria o una fluctuación. Esta forma de regeneración por claros es la que en inglés se reconoce como "gap-phase regeneration".

Los bosques multiespecíficos, como los tropicales y subtropicales, así como los bosques templados siempreverdes del sur de Chile, están constituidos por individuos o grupos de individuos entremezclados de diferentes especies. Esta estructura es consecuencia de la regeneración en claros (gap-phase) originados por la muerte y caída de los grandes árboles emergentes (Bray, 1956; Runkle, 1979, 1981, 1984, 1985; Veblen *et al.* 1979b, 1981; Hibbs, 1982; Donoso, 1989b; Veblen, 1985b; Brokaw, 1985).

Muchas veces, los árboles maduros pueden arrastrar en su caída a otros individuos, o el claro que dejan puede inducir turbulencias o golpes de viento que provocan la caída de varios árboles. De este modo, es factible que, en algunas regiones, se desarrolle un bosquete coetáneo, el que al llegar a la sobremadurez puede caer en un período relativamente corto, tendiendo a originar nuevamente otro bosquete coetáneo. En estos casos se pueden formar comunidades sucesionales más grandes que pueden constituir un mosaico de fases del tipo de las definidas por Watt (Leinbundgut, 1970). En bosques de *Fagus sylvatica* mezclados con *Abies alba* y *Picea,* Leinbundgut señala que se encuentran áreas en que las especies y tamaños están mezclados, que él llama fases de edad media o de tamaño medio. Sin embargo, dice que en la norma se dejan diferenciar varias "fases de regeneración", las que parten justamente de la muerte y caída de un grupo de árboles, lo que corresponde a una fase de desmoronamiento. A partir de esa condición se establece una regeneración que compite fuertemente (fase de regeneración). La regeneración crece en altura y llega a una condición de máximo incremento en que el dosel se cierra completamente (fase óptima). Luego los árboles envejecen y empiezan a ser eliminados, creando espacios que son ocupados por árboles vecinos (fase de envejecimiento).

Más o menos relacionada con este esquema de dinámica cíclica está la teoría de Weck (1975), que define cuatro tipos de estructura de bosques:

— Prebosque, que corresponde a una estapa de colonización de la especie arbórea, la que puede realizarse en áreas alteradas por efectos antrópicos que inicialmente estaban cubiertas por arbustos que cumplen funciones de protección de los suelos y de la vegetación arbórea que está colonizando. Se trataría de una etapa en que la especie arbórea debe competir con los arbustos y cuya duración varía según las características de la vegetación competidora.

— Bosque intermedio, que corresponde a una condición juvenil de la especie arbórea, que ya ha superado al estrato arbustivo. Se origina en esta etapa un crecimiento rápido que puede producirse en manchones coetáneos o en forma irregular, dependiendo de la estructura original de la vegetación arbustiva.

— Bosque principal, en que los individuos de distintas edades y tamaños se desarrollan en semisombra, constituyendo un bosque maduro multiestratificado.

— Bosque final es la culminación del bosque principal, en la que los estratos inferiores han sido suprimidos y muertos, y se llega a un bosque de un solo estrato, con cobertura completa, estancamiento del crecimiento y sin regeneración.

La lectura de esta teorización refleja que se trata de un esquema apropiado para bosques monoespecíficos. A partir del llamado Bosque final, debería iniciarse una dinámica de claros, si no hay una alteración exógena y si no hay especies tolerantes que produzcan otra dinámica inhibiendo el desarrollo de la especie que ha alcanzado ese estado supuestamente final.

Algunos autores han utilizado estas esquematizaciones de la dinámica del bosque efectuada por Watt (1925), por Leinbundgut (1970) y por Weck (1975), para aplicarla a bosques chilenos (Urzúa, 1975; Schmidt, 1977; Schmidt y Urzúa, 1982). Pero como lo señalan Mueller-Dombois y Ellenberg (1974), sólo en algunas regiones se dan las condiciones para que las comunidades tiendan a formar un mosaico constituido por las fases señaladas y aun en esas regiones se encuentran grandes superficies en que las especies están mezcladas con diferentes edades. Al enfrentar la dinámica de bosques con esta esquematización, se debe tener muy claro, en primer lugar, que el concepto organísmico de las comunidades sustentado por Clements (1916) constituye hoy una herejía como la califica Colinvaux (1973).

Sin duda, siguiendo la secuencia de la vida, los árboles crecen, se reproducen, envejecen y mueren pero los árboles son individuos que, siguiendo el patrón genético de la especie, tienen comportamientos individuales que dependen de su propia dotación o potencial genético, de su medio ambiente específico y del factor probabilidad, de modo que sólo por azar se producirán esos bosquetes coetáneos que no son organismos y que, también por azar, podrían formar un mosaico de distintas edades. Los árboles que constituyen cada uno de esos bosquetes, tendrán su desarrollo de vida particular y eventualmente uno de ellos podrá enfermar, morir y ser derribado por un golpe de viento o por un rayo y producir un pequeño claro en el que podrán establecerse uno a algunos individuos de la misma especie, o de otra, según el tipo de bosque; o podrá derribar a otros en su caída, formando un claro mayor que dará origen a otro bosquete de mayor o menor tamaño que el original (Hibbs, 1982).

De este modo, si queremos interpretar a una gran comunidad como un mosaico de situaciones distintas es probable que lo podamos lograr siempre, pero ese mosaico será totalmente variable y cambiante en el tiempo, porque será solamente el resultado de las fluctuaciones propias de una comunidad en equilibrio dinámico, o clímax, que debe autorremplazarse permanentemente si no operan factores alogénicos que alteren ese equilibrio. En definitiva, lo importante es no asumir que un grupo de árboles o bosquete va a tener el comportamiento biológico de un individuo en un esquema de fases equivalentes a las etapas de vida del individuo.

En el caso de los bosques de Chile y sur de Argentinas se ha conceptualizado frecuentemente la dinámica de bosques dentro del esquema de fases señalado, pero lamentablemente se ha generalizado a todo tipo de bosques y de situaciones, y con un equivocado concepto organísmico de base. En las comunidades clímax de bosques con especies tolerantes, éstas, en función de sus características autoecológicas se autorregeneran continuamente bajo dosel o en un esquema de dinámica de claros (gap-phase regeneration) (Runkle, 1979; Veblen *et al.*, 1979b; Donoso, 1984, 1985; Veblen, 1985b), situación esta última que con frecuencia es interpretada como una fase de desarrollo, aun cuando corresponda puramente a la estrategia de regenación de una especie en un punto de la comunidad. En el caso de estas especies dependientes de claros, su distribución varía dentro del bosque según la creación y colonización de los claros y el restablecimiento del dosel. El tamaño del claro afecta la respuesta de la comunidad: los claros creados por la caída de un tolerante pueden servir para liberar la reproducción de tolerantes o puede conducir al reemplazo por intolerantes (Runkle, 1979).

En las comunidades clímax de especies de diferentes grados de intolerancia, que en algunos casos se desarrollan como bosques puros, sin encontrarse con la competencia de tolerantes, ellas deben encontrar una estrategia de regeneración que les permita autorremplazarse; de otro modo estarían condenadas a desaparecer. Esa estrategia no es otra que la de regeneración en claros provocados por la muerte y caída de uno o varios árboles, derivada normalmente de una combinación de causas autogénicas y alogénicas. Uno o varios individuos de la especie, según el tamaño del claro producido, se establecerán en él, determinando ocasionalmente el desarrollo de un bosques más o menos coetáneo. Cuando los individuos senescentes son replazados por otros más jóvenes de la misma especie, la composición permanece constante, pero los cambios estructurales (crecimiento, muerte y remplazo) continúan ocurriendo; esto ha sido llamado cambio de remplazo no cíclico (Churchill and Hanson, 1958) y corresponde a la forma como se supone se producen las comunidades clímax (White, 1979). Podrá así encontrarse un mosaico de variadísimas situaciones que pueden fluctuar desde un espacio ocupado por un individuo rodeado por otros de distintas edades hasta un bosquete coetáneo de cualquier edad más o menos extenso. Los bosque puros de *Nothofagus pumilio* (Lenga) constituyen un ejemplo de esta situación en Chile y Argentina, lo que ha permitido a algunos investigadores esquematizarla mediante una cartografía que necesariamente, debe ser generalizada y que es útil para propósitos silviculturales (Schmidt y Urzúa, 1982) (Figura 7.7). Sin duda, en esa comunidad de Lenga está toda la gama de situaciones que es posible que se produzcan en función del comportamiento individual de cada árbol en condiciones de medio ambiente que varían necesariamente.

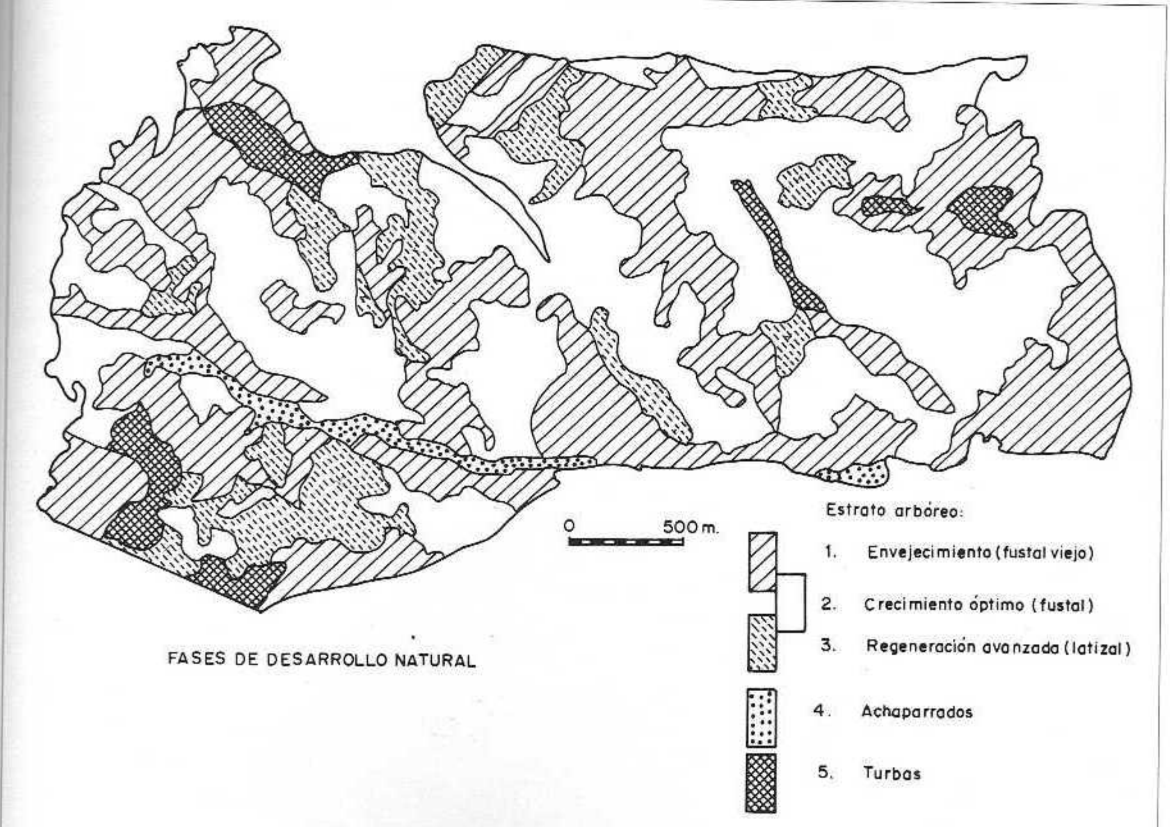

0
500 m.
Estrato arbóreo:
1. Envejecimiento (fustal viejo)
2. Crecimiento óptimo (fustal)
3. Regeneración avanzada (latizal)
4. Achaparrados
5. Turbas
FASES DE DESARROLLO NATURAL

Figura 7.7. – *Cartografía de una superficie cubierta con bosques de* Nothofagus pumilio *(Lenga) en Magallanes (Patagonia) mostrando bosquetes de distintas características, que son interpretados como fases de desarrollo y que sirven para rodalizar con propósitos silviculturales (Modificado de Schmidt y Urzúa, 1982).*

Otro tipo de bosques en que, por las mismas razones de cierta intolerancia y falta de competencia de tolerantes, se puede producir un esquema similar, es el de *Nothofagus glauca* (Hualo) en la región mediterránea de Chile (Urzúa, 1975).

Este tema volverá a ser discutido cuando se trate la dinámica de los bosques de estas especies, así como de otros *Nothofagus*, de *Fitzroya cupressoides, Austrocedrus chilensis* y *Araucaria araucana.*

Cuarta Parte

ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LOS BOSQUES TEMPLADOS DE AMÉRICA DEL SUR (CHILE Y ARGENTINA)

CAPÍTULO VIII

CLASIFICACIÓN E HISTORIA DE LOS BOSQUES TEMPLADOS SUDAMERICANOS

1. Los bosques templados sudamericanos en el contexto global

La mayor parte de la superficie del continente sudamericano está cubierta por el llamado reino florístico neotropical, que se extiende hacia el norte abarcando también América Central, las Islas del Caribe, México y Baja California. Este reino neotropical comprende principalmente bosques, entre los que se encuentran los bosques tropicales pluviales de mayor superficie y más exuberantes de la tierra, y bosques más secos de muy variadas características, incluyendo matorrales como el "cerrado" brasileño, sabanas, bosques secos, etc. Además, otra gran parte del territorio sudamericano se encuentra ocupada por áreas sin bosques o pobres en bosques, desde los desiertos más secos del mundo en el norte de Chile y sur del Perú, hasta los llanos del Orinoco, el altiplano de los Andes desde Ecuador a Chile y Argentina, la pampa argentina, y las estepas frías de la Patagonia (Hueck, 1978).

Otra porción dentro de Sudamérica comprende a los bosques templados de Chile y Argentina que se aprecian encajados entre el Océano Pacífico, el mar antártico, y las áreas desiertas hacia el norte y hacia el territorio argentino (Figura 8.1). Estos bosques corresponden a un reino floral diferente: el antártico, en el cual se incluye también una pequeña faja de tundras en el extremo sur de Tierra del Fuego e islas subantárticas (Figura 8.1).

Los bosques templados de Chile y de la zona limítrofe de Argentina con Chile son de gran valor desde muchos puntos de vista. En primer lugar, son muy escasos y por ello están siendo estudiados en forma especial por Conservación Internacional, organismo ubicado en Washington D.C., EE.UU. Han sido denominados con la sigla BCTL, que significa Bosques

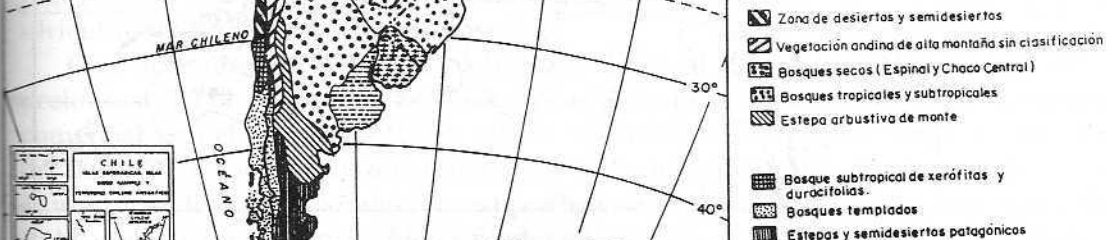

20°
30°
40°
MAR CHILENO
OCÉANO PACÍFICO
CHILE
AMERICA DEL SUR
0
1000
2000 Km.
100°
90°
80°
70°
60°
50°
40°
30°
20°
Zona de desiertos y semidesiertos
Vegetación andina de alta montaña sin clasificación
Bosques secos (Espinal y Chaco Central)
Bosques tropicales y subtropicales
Estepa arbustiva de monte
Bosque subtropical de xerófitas y duracifolias.
Bosques templados
Estepas y semidesiertos patagónicos
Praderas de las pampas planas
Praderas de las pampas onduladas

Figura 8.1. – *Mapa de parte de Sudamérica, mostrando la ubicación de los bosques templados, zonas áridas y bosques tropicales. (Adaptado de Hueck, 1978).*

Costeros Templados Lluviosos, y se encuentran en las siguientes áreas de la tierra (Figura 8.2):

- Zona Noroeste del Pacífico - Canadá y Estados Unidos (20.726.700 ha).
- Zona de los Andes Australes - Chile y Argentina (11.998.400 ha).
- Zona del mar de Tasmania - Tasmania y Nueva Zelanda (4.592.100 ha).
- Zona Noreste del Atlántico - Islandia, Irlanda, Escocia y Noruega (899.500 ha).
- Zona Este del Mar Negro - Georgia y Turquía.
- Algunas zonas costeras de Japón, España, Yugoslavia e Irán.

Los de Chile y Argentina son los más importantes en superficie junto con los de Canadá y Estados Unidos. Además tienen una conexión evolutiva y geológica particularmente importante con los de Tasmania y Nueva Zelanda. Por su condición de tipo insular, además, son abundantes en endemismos y en particularidades adaptativas, ligadas con la polinización, dispersión de las semillas, hibridismo e introgresión. Finalmente, se une a los enormes valores científicos y culturales el valor económico de las especies, muchas de ellas de muy alta calidad maderera y de rápidos crecimientos, además de su condición de únicas en un continente de bosques tropicales, desiertos y sabanas.

2. **Clasificaciones de los bosques templados sudamericanos**

Numerosos trabajos y publicaciones se han escrito reconociendo la especial condición de estos bosques templados, dándoles diferentes denominaciones, e intentando distintas formas de clasificación. Los primeros trabajos datan de fines del siglo pasado (Grisebach, 1872;

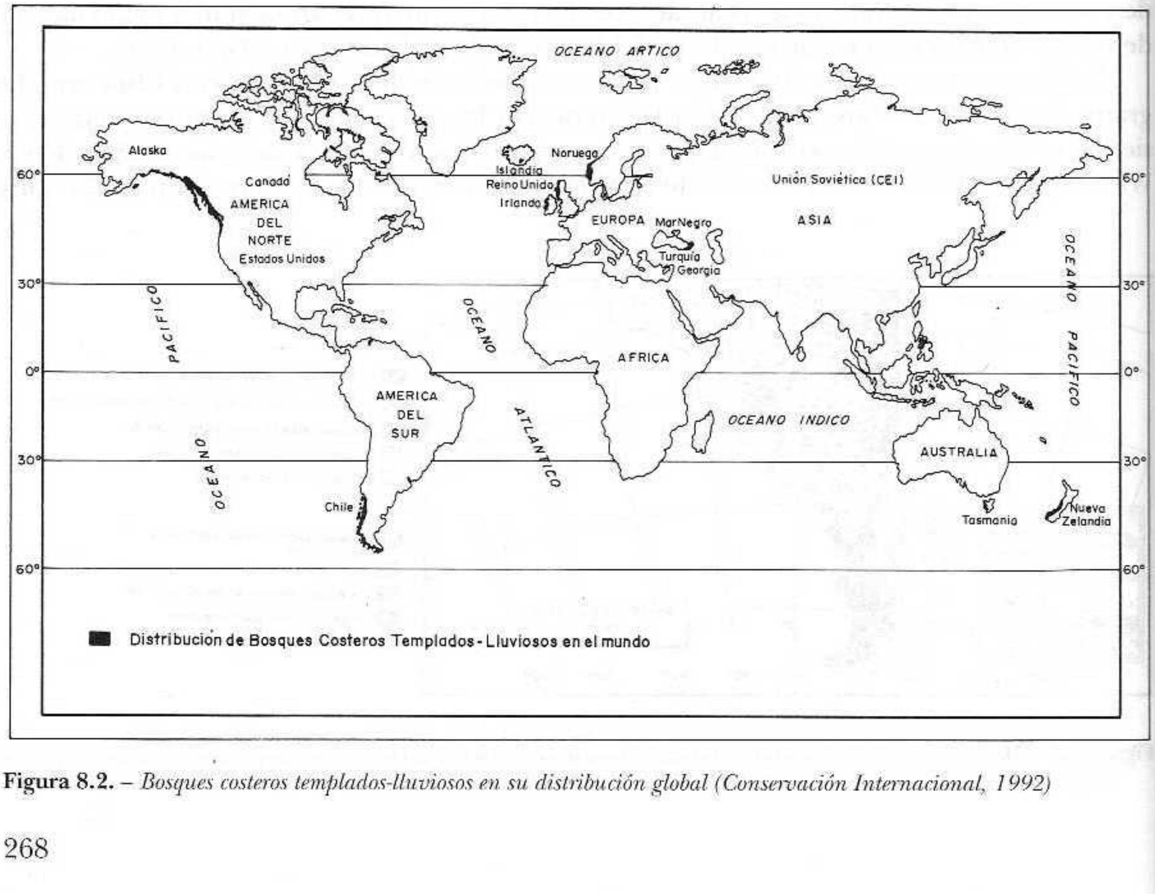

OCEANO ARTICO
Alaska
Canadá
AMERICA DEL NORTE
Estados Unidos
PACIFICO
OCEANO
ATLANTICO
OCEANO
AMERICA DEL SUR
Chile
Islandia
Noruega
Reino Unido
Irlanda
EUROPA
Mar Negro
Turquía
Georgia
Unión Soviética (CEI)
ASIA
AFRICA
OCEANO INDICO
AUSTRALIA
Tasmania
Nueva Zelandia
OCEANO PACIFICO
60°
30°
0°
30°
60°
■ Distribución de Bosques Costeros Templados - Lluviosos en el mundo

Figura 8.2. – *Bosques costeros templados-lluviosos en su distribución global (Conservación Internacional, 1992)*

Lorentz, 1876). Durante la primera mitad del siglo xx numerosos autores, entre ellos varios chilenos y argentinos, continúan intentando descripciones y clasificaciones de los bosques templados sudamericanos, destacando entre ellos Reiche (1907), Skottsberg (1910), Rothkugel (1916), Hauman (1926), Donat (1930), Frenguelli (1941), Castellanos y Pérez Moreau (1944), Pérez Moreau (1944, 1946). Las clasificaciones efectuadas por Reiche y Rothkugel son muy generales y pueden verse en el texto de Hueck (1978). Pérez Moreau (1946) efectuó una clasificación que incluye a cuatro tipos de bosques caracterizados con los nombres de valdiviano, magallánico y andino en general (Hueck, 1978).

En la segunda mitad del siglo xx, Schmithüsen (1953) realiza una detallada clasificación de la vegetación de todo el territorio chileno, considerando doce formaciones vegetales, de las cuales sólo cuatro corresponden a bosques. Previamente, en 1950, Fuenzalida publicó a través de la Geografía Económica de Chile, el trabajo de Pisano que aparecería publicado en 1954, quien efectúa también una clasificación de las formaciones vegetales de Chile, considerando una división básica de tres zonas fitogeográficas definidas en función de la disponibilidad de agua para la vida y desarrollo de las plantas: zonas xeromórfica, mesomórfica e hidromórfica, a las cuales se agrega una cuarta, que es de tipo transicional, que es la zona xeromórfica patagónica (Pisano 1954; Fuenzalida, 1965) (Figura 8.3).

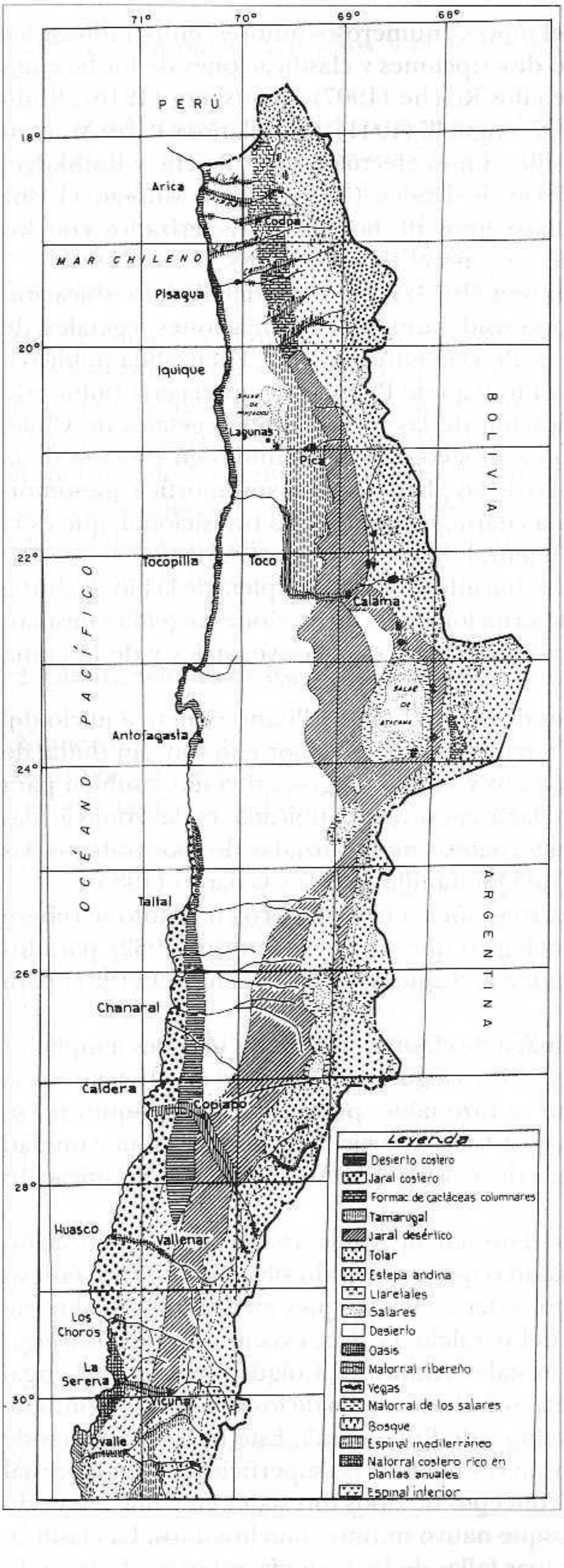
Estos trabajos son de gran valor para lograr una información completa de la biogeografía de Chile; en ellos se entregan, además de la descripción de las formaciones vegetales mismas, observaciones sobre el valor económico y cultural de las especies vegetales y de la fauna asociada a ellas.

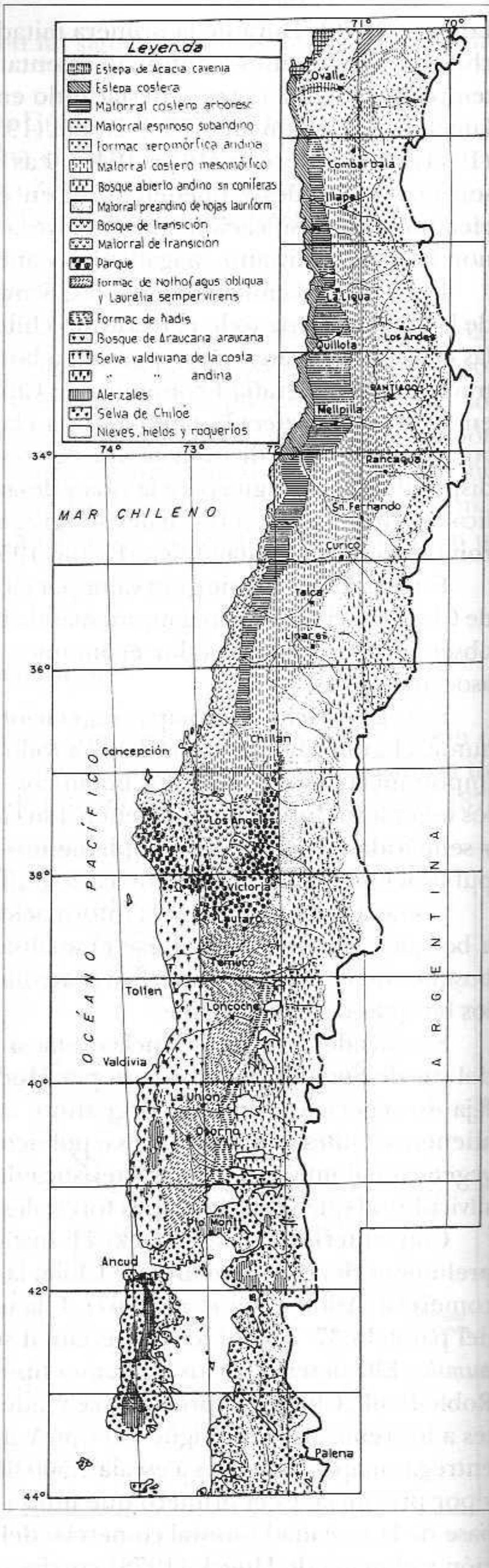
Las clasificaciones y mapas vegetacionales de Schmithüsen y Pisano tienen, a juicio del autor, el gran valor de considerar a todo el territorio de Chile y por ello son, sin duda, de importancia esencial para los botánicos, ecólogos y fitosociólogos, así como también para los ingenieros forestales que tienen a su cargo las áreas silvestres ubicadas en las zonas áridas y semiáridas. Pueden ser complementos o alternativas modernizadas de esos trabajos, las publicaciones con información cartográfica de Quintanilla (1974) y Gajardo (1983).

Como complemento de la información cartográfica señalada, pero en cuanto se refiere a bosques, puede considerarse el análisis ecológico que realizan Donoso (1982) para los bosques de la zona mesomórfica o mediterránea de Chile, y Veblen y Schlegel (1982) para los bosques del sur de Chile.

Se considera de importancia destacar el mapa de clasificación de los bosques templados del sur de Sudamérica realizado por Hueck (1978) (Figura 8.4), porque en él se agrega la faja de vegetación del lado argentino, como es razonable, puesto que los bosques no se atienen a límites administrativos o políticos y, en este caso particular, constituyen una unidad vegetacional muy única y característica dentro del continente. Además es una clasificación silvicultural que identifica tipos forestales.

Con anterioridad a Hueck, el Instituto Forestal de Chile realizó una clasificación preliminar del bosque nativo de Chile, la cual más que un sentido silvicultural, tuvo énfasis comercial (Yudelevich *et al.*, 1967). Ella no consideró a los bosques mediterráneos al norte del paralelo 37° sur, ni los que están al sur del paralelo 44° sur, excepto los de *Nothofagus pumilio.* Ella describió a los siguientes tipos forestales: Araucaria, Coigüe, Valdiviano, Lenga, Roble-Raulí, Chilote, Ciprés, Alerce y, además, consideró dentro de los tipos correspondientes a los renovales de Coigüe del tipo Valdiviano y de Roble-Raulí. Este trabajo, además de entregar mapas forestales a escala 1:500.000 y un resumen de las superficies por tipo forestal y por provincia, es el primero que utiliza el concepto de tipos forestales en Chile y ha sido base de la actividad forestal comercial del bosque nativo durante muchos años. La clasificación y el mapa de Hueck (1978) corrige algunas fallas de la tipología anterior, destacando


71°
70°
69°
68°
18°
20°
22°
24°
26°
28°
30°
PERÚ
BOLIVIA
ARGENTINA
MAR CHILENO
OCÉANO PACÍFICO
Arica
Codpa
Pisagua
Iquique
Lagunas
Pica
Tocopilla
Toco
Calama
SALAR DE ATACAMA
Antofagasta
Taltal
Chañaral
Caldera
Copiapó
Huasco
Vallenar
Los Choros
La Serena
Vicuña
Ovalle
Leyenda
Desierto costero
Jaral costero
Formac de cactáceas columnares
Tamarugal
Jaral desértico
Tolar
Estepa andina
Llaretales
Salares
Desierto
Oasis
Matorral ribereño
Vegas
Matorral de los salares
Bosque
Espinal mediterráneo
Matorral costero rico en plantas anuales
Espinal interior


71°
70°
74°
73°
72°
34°
36°
38°
40°
42°
44°
MAR CHILENO
OCÉANO PACÍFICO
ARGENTINA
Ovalle
Combarbalá
Illapel
La Ligua
Quillota
Los Andes
SANTIAGO
Melipilla
Rancagua
San Fernando
Curicó
Talca
Linares
Chillán
Concepción
Los Angeles
Angol
Victoria
Lautaro
Temuco
Toltén
Loncoche
Valdivia
La Unión
Osorno
Pto. Montt
Ancud
Palena
Leyenda
Estepa de Acacia cavenia
Estepa costera
Matorral costero arboresc
Matorral espinoso subandino
Formac xeromórfica andina
Matorral costero mesomórfico
Bosque abierto andino sin coniferas
Matorral preandino de hojas lauriform
Bosque de transición
Matorral de transición
Parque
Formac de Nothofagus obliqua y Laurelia sempervirens
Formac de ñadis
Bosque de Araucaria araucana
Selva valdiviana de la costa
" " andina
Alerzales
Selva de Chiloé
Nieves, hielos y roquerios

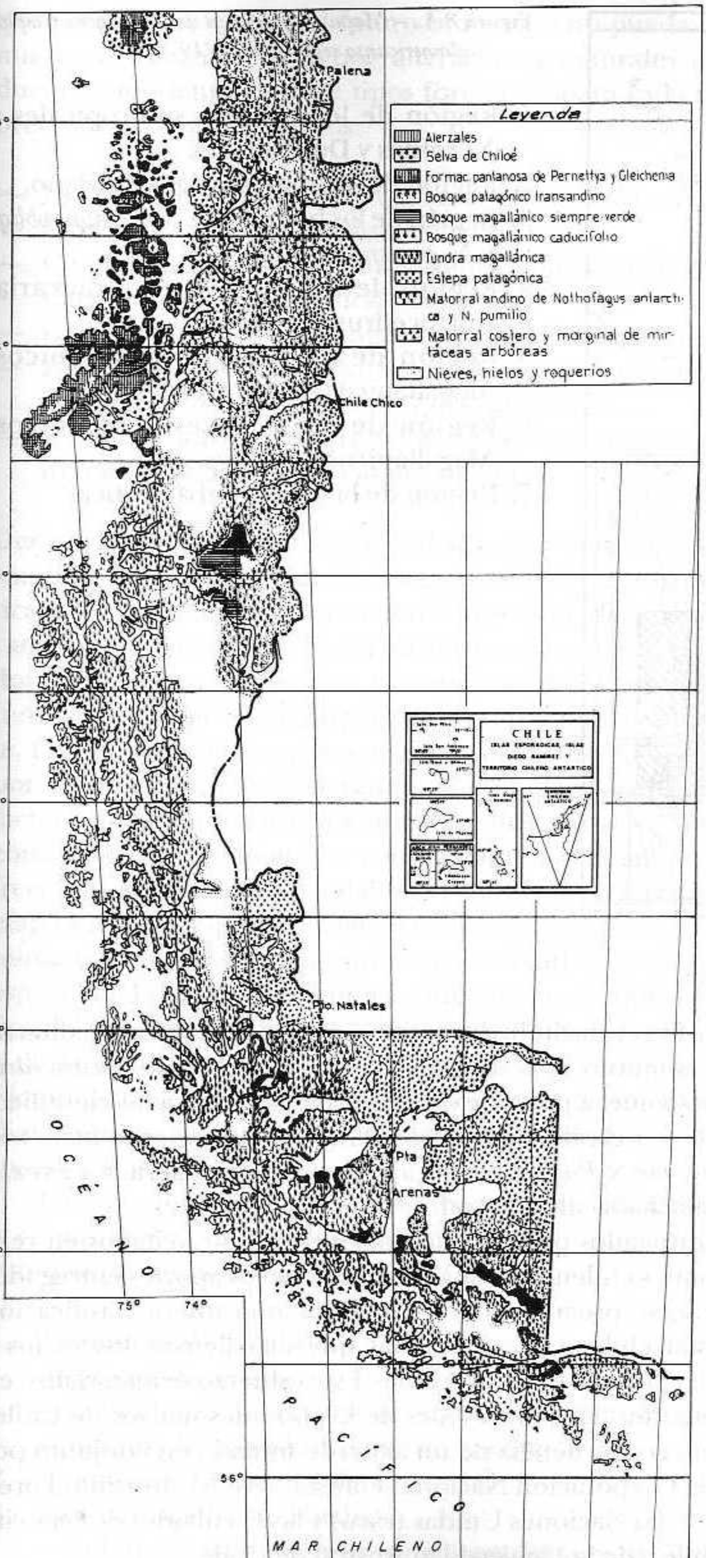

Palena
Chile Chico
Pto. Natales
Pta Arenas
44°
46°
48°
50°
52°
54°
56°
75°
74°
73°
76°
71°
70°
69°
68°
67°
Leyenda
Alerzales
Selva de Chiloé
Formac pantanosa de Pernettya y Gleichenia
Bosque patagónico transandino
Bosque magallánico siempre verde
Bosque magallánico caducifolio
Tundra magallánica
Estepa patagónica
Matorral andino de Nothofagus antarctica y N. pumilio
Matorral costero y marginal de mirtáceas arbóreas
Nieves, hielos y roquerios
CHILE
ISLAS ESPORADICAS, ISLAS DIEGO RAMIREZ Y TERRITORIO CHILENO ANTARTICO
OCEANO
PACIFICO
MAR CHILENO

Figura 8.3. – *Mapa de las formaciones vegetales de Chile de Pisano (1950, 1954).*

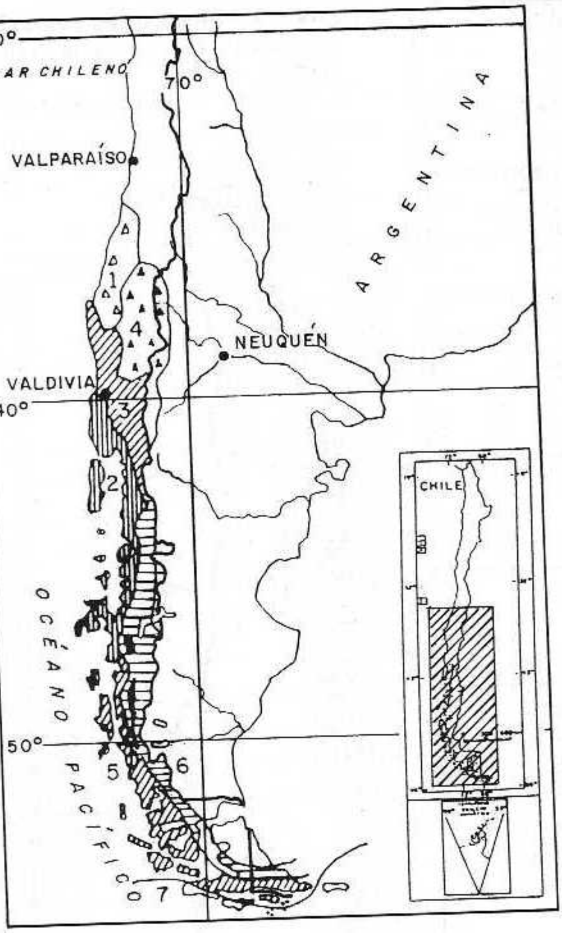


Figura 8.4. – *Mapa vegetacional de los bosques templados sudamericanso según Hueck (1978).*

1. Región de los bosques subtropicales de Xerófitas y Durifoliadas.
2. Región del bosque pluvial valdiviano.
3. Región de los bosques de *Nothofagus obliqua* y *N. procera.*
4. Región de los bosques de Araucaria y Autrocedrus.
5. Región de los bosques patagónicos y Magallánicos siempreverdes.
6. Región de los bosques patagónicos y Magallánicos deciduos.
7. Región de la tundra subantártica.

la presencia de los bosques de xerófitos y durifoliadas (esclerófilas) de la región mediterránea y considerando, aunque en conjunto con Araucaria, a los bosques de *Austrocedrus chilensis.* Sin embargo, resulta curioso que, a pesar de que critica en su texto a los científicos anteriores, que no consideraron en su clasificación a coníferas como *Araucaria araucana, Austrocedrus chilensis, Fitzroya cupressoides* y *Pilgerodendron uviferum,* no considera, a su vez, a estas dos últimas en su propia clasificación silvicultural.

Utilizando los antecedentes entregados por los numerosos trabajos ya citados en relación con la clasificación de los bosques chilenos y considerando nuevos aportes entregados por investigaciones más específicas, se procuró en 1980 realizar una nueva clasificación tipológica de la vegetación forestal chilena, de modo tal que ella llenara los vacíos y enmendara ciertas deficiencias detectadas, si ello era posible. Este esfuerzo se materializó en un documento de trabajo denominado "Tipos forestales de los bosques nativos de Chile" (Donoso, 1981b), que resultó como consecuencia de un acuerdo tomado en conjunto por profesionales e investigadores de la Corporación Nacional Forestal (CONAF), Instituto Forestal (INFOR), Proyecto de Desarrollo de las Naciones Unidas (PNUD) y las Facultades de Ciencias Forestales de la Universidad de Chile y de la Universidad Austral de Chile.

El trabajo realizado significó una reclasificación del bosque nativo de Chile, la cual pasó a tener carácter oficial a través del Reglamento N° 259 del Decreto Ley 701, de tal modo que desde el punto de vista silvicultural, y forestal en general, es la única clasificación válida, lo que no significa que en el futuro inmediato no pueda modificarse, si así es requerido por nuevos conocimientos o por alteraciones naturales o antrópicas que lo aconsejen. El documento identifica doce tipos forestales, para cada uno de los cuales analiza en forma breve los siguientes aspectos:

- — Distribución geográfica y mapas de ubicación general de los tipos forestales.
- — Caracterización del medio ambiente.
- — Composición florística e importancia relativa de las especies.
- — Caracterización estructural y dinámica.
- — Información sobre volúmenes y tasas de incremento promedio.
- — Identificación y caracterización de subtipos que pudieran existir en cada tipo, y que justifiquen acciones silviculturales diferentes.
- — Identificación y caracterización de bosques degradados que pudieran presentarse dentro de las áreas geográficas de cada tipo.

Dentro de la conceptualización básica en el sentido que los factores del medio ambiente cambian generalmente en forma gradual en el espacio y que las especies tienen características y requerimientos diferentes unas de otras, de tal modo que responden según ellas a los cambios medioambientales, la clasificación se realizó en función de las especies presentes y dominantes que conforman la estructura y los estratos superiores de los bosques, y en función de la ubicación geográfica de la comunidad forestal. Esto significa que, generalmente, los tipos forestales no se encontrarán abruptamente separados unos de otros, sino que, por el contrario, se ordenarán en comunidades continuas a lo largo de gradientes de los factores del medio ambiente, traslapándose entre sí con límites que no son precisos y que constituyen frecuentemente comunidades ecotonales o de transición. También podrá ser frecuente o común que rodales o bosques de diferente extensión se encuentren en una etapa sucesional que los haga aparecer distintos a las comunidades características o predominantes de la región. En estos casos será difícil quizás, asignar el bosque a un tipo forestal específico. Lo que debe definir la asignación en aquellas situaciones es la ubicación geográfica del bosque y, por supuesto, el conocimiento de la estructura y dinámica de los bosques y de la tipología forestal que tenga el biólogo, ecólogo, silvicultor o ingeniero forestal. Ejemplos de este tipo de situaciones poco definidas se presentarán varias veces en la discusión que se hará más adelante, de la estructura y dinámica de los bosques templados sudamericanos.

Los tipos forestales que se describen y se identifican en este trabajo son los que se indican a continuación, ordenados aproximadamente de norte a sur, con las clasificaciones en subtipos dentro de cada tipo forestal.

1. Tipo forestal esclerófilo.
   - —Subtipo Espinal
   - —Subtipo rodales mixtos de especies arbóreas esclerófilas
   - —Subtipo bosques hidrófilos de quebradas
2. Tipo forestal Palma Chilena.
3. Tipo forestal Roble-Hualo.
   - —Subtipo bosquetes costeros septentrionales de Roble o Hualo
   - —Subtipo bosques andinos de Roble de altura
   - —Subtipo bosques de Hualo
   - —Subtipo bosquetes de Ruil

    —Subtipo bosques higrófilos de quebradas
4. Tipo forestal Ciprés de la Cordillera.
5. Tipo forestal Roble-Raulí-Coigüe.
    —Subtipo renoval y bosque puro secundario
    —Subtipo remanentes originales
    —Subtipo bosques degradados
6. Tipo forestal Lenga.
    —Subtipo bosques achaparrados y krummholz de Lenga
    —Subtipo bosque de Lenga puro
    —Subtipo bosque mixto de Lenga-Coigüe
7. Tipo forestal Araucaria.
8. Tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa.
9. Tipo forestal siempreverde.
    —Subtipo Nadi
    —Subtipo Olivillo costero
    —Subtipo siempreverde con intolerantes emergentes
    —Subtipo siempreverde de tolerantes
    —Subtipo renovales de Canelo
10. Tipo forestal Alerce.
11. Tipo forestal Ciprés de las Guaitecas.
12. Tipo forestal Coigüe de Magallanes.

En la descripción de los tipos forestales oficiales de Chile (Donoso, 1981b), no se incluye, por supuesto, a los bosques ubicados en la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes, en Argentina. Sin embargo, en el mapa de la Figura 8.5 se ubican esos bosques siguiendo los conocimientos actuales y sobre la base del mapa de Hueck (1978) representado en la Figura 8.4. En todo lo que queda de este capítulo se considerán los bosques templados argentinos en conjunto con los chilenos, haciendo diferencias sólo para efectos de ubicación geográfica o por razones de diferencias medioambientales o de composición que signifiquen la ocurencia de comunidades forestales diferentes.

Lamentablemente, el texto base de los tipos forestales (Donoso, 1981b), a pesar de haber sido publicado por un organismo internacional, la Organización de las Naciones Unidas para la Agricultura y la Alimentación (FAO), y por uno nacional, la Corporación Nacional Forestal (CONAF), fue muy mal impreso y no se dio oportunidad al autor para revisarlo. Por esa razón posee enorme cantidad de faltas tipográficas, algunas de ellas muy importantes referidas a cifras; por la misma razón las figuras no fueron insertas en el texto como correspondía, y el mapa está tan mal impreso que es imposible distinguir en él la ubicación de los tipos forestales, por lo que no tiene ningún valor. Además, la edición está agotada y no se ha intentado una segunda edición mejorada.

Un excelente resumen de los tipos forestales de los bosques nativos de Chile, en conjunto con una discusión del Reglamento N° 259 del Decreto Ley N° 701 de 1974, actualizado por el Decreto N° 2565 de 1979, se encuentra en la edición especial '81 de la Revista Chile Forestal, dedicada exclusivamente al Bosque Nativo.

De alguna manera es posible que este capítulo sustituya a parte del texto de los tipos forestales, aun cuando aquí no se detallarán las listas completas de composición florística y valores dasométricos. La inclusión de los bosques templados argentinos, dará también un carácter diferente a esta parte del presente texto de Ecología Forestal.

3. Los bosques templados de Chile y Argentina durante las edades glaciales e interglaciales

En este capítulo se está tratando el tema de la dinámica de los bosques templados sudamericanos, sobre la base de los estudios que se han hecho. Ha parecido de interés incorporar el conocimiento de la historia de estos bosques basada en los antecedentes existentes sobre las edades glaciales, interglaciales y en el postglacial y en las evidencias palinológicas, porque ella representa los cambios en la vegetación que ocurren a escala geológica, es decir, en lapsos de varios siglos y de milenios. Estos cambios implican, en general, variaciones climáticas, geológicas, edáficas y medioambientales en general, que determinan la desaparición de la vegetación en algunas áreas y la emergencia u ocurrencia de áreas desnudas donde debe iniciarse un proceso sucesional. Este proceso puede ser muy diferente del ocurrido en una época anterior o posterior, como consecuencia de la respuesta de la flora básica a condiciones ambientales muy diferentes y de las propiedades ecológicas de las especies para acceder a esos nuevos hábitat. Sin duda, estos antecedentes arrojan muchas luces sobre las características de las especies en relación con el medio ambiente y, especialmente, sobre las sucesiones vegetales y los cambios climáticos implícitos en cada período.

Los períodos de los cuales se tienen referencias para este análisis, corresponden a la era del Cenozoico, que se habría extendido entre los 63 millones de años AP y los tiempos actuales (Corvalán, 1965; Torres, 1985), correspondiendo a los períodos Terciario y Cuaternario.

Los rasgos morfológicos característicos del territorio chileno y especialmente de aquel ocupado por los bosques templados sudamericanos que nos interesan, se desarrollaron como consecuencia del fuerte tectonismo ocurrido a fines del período Terciario sobre una superficie peniplanizada cubierta de volcanes (Corvalán, 1965). Este tectonismo consistió principalmente en el levantamiento diferencial de bloques a lo largo de grandes fallas, lo que originó esos rasgos morfológicos característicos constituidos por la Cordillera de los Andes, la Cordillera de la Costa y la Depresión Intermedia o Valle Longitudinal (Figura 8.5) (Corvalán, 1965).

Estos tres rasgos fisiográficos característicos del territorio se presentan bien definidos desde el paralelo 33° sur hacia el sur, es decir, el territorio ocupado por los bosques templados. La Cordillera de los Andes es continua hasta el extremo sur, ubicado en el Cabo de Hornos, en el paralelo 56° sur, alcanzando alturas de 6.500 msnm en los 33° sur, las que disminuyen progresivamente, hasta 2.500 msnm en los 42° sur. Esta Cordillera está constituida en gran parte de su extensión por material de roca granítica y por material volcánico andesítico y basáltico. Además, en ella se encuentran sedimentos glaciales de amplia distribución en el extremo austral, correspondientes a las épocas glaciales, que junto al tectonismo y volcanismo, fueron los elementos determinantes del modelado de la fisiografía de este territorio. La Cordillera de la Costa se extiende hasta el paralelo 47° sur, siendo discontinua a partir del Canal de Chacao, desde donde reaparece en las islas y en la Península de Taitao, donde termina (Figura 8.5). Esta Cordillera alcanza hasta 2.000 metros en sectores entre los 33° y los 36° sur y hacia las vertientes occidentales se hace más suave, con niveles de terrazas marinas formadas durante el cuaternario (Corvalán, 1965). Gran parte de esta Cordillera está cubierta por rocas metamórficas, especialmente esquistos, en gran parte de su superficie y por granodioritas en algunos sectores (Paskoff, 1970) y sedimentos marinos en las terrazas costeras. La Depresión Intermedia es muy clara en el territorio de los bosques templados, a partir de los 33º sur y es reconocible hasta los 47º latitud sur, al igual que la Cordillera de la Costa (Figura 8.5). Este valle longitudinal está

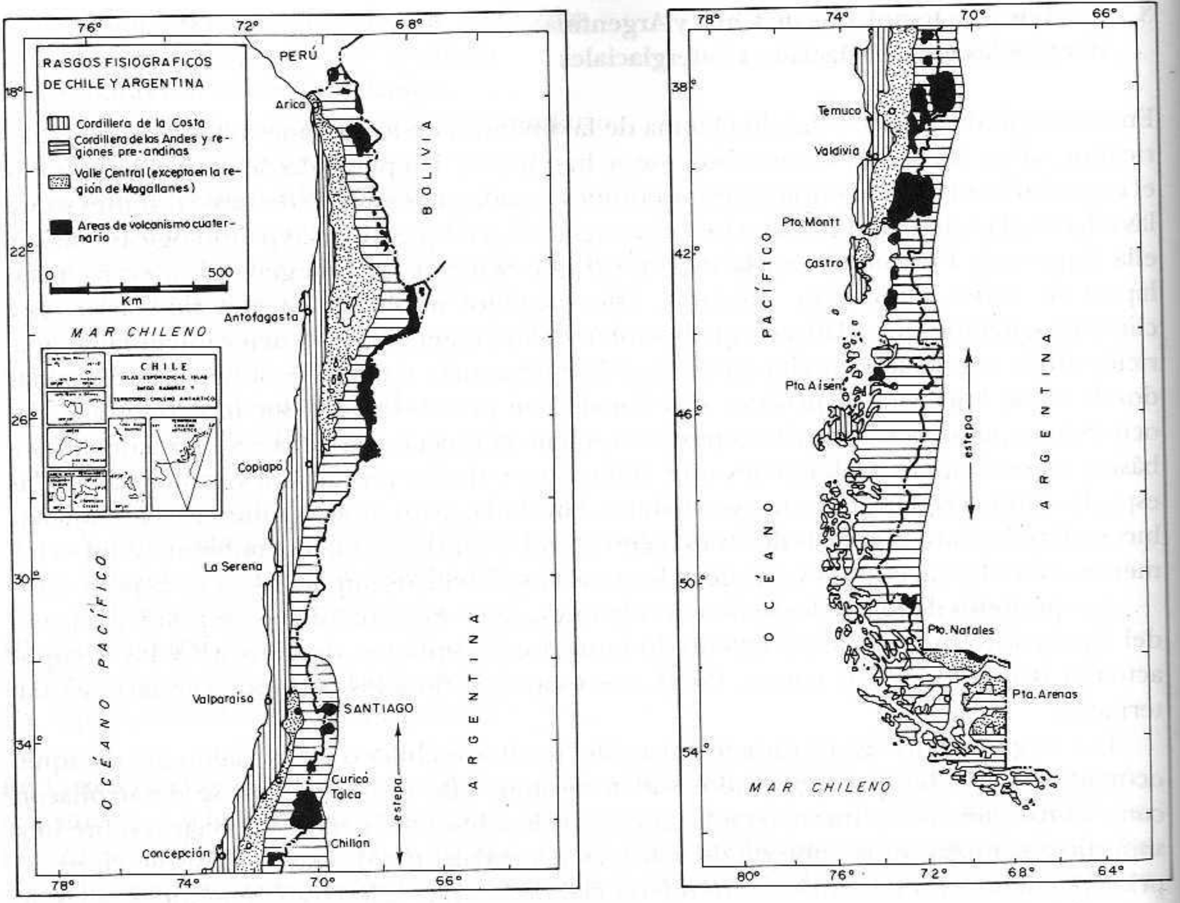

RASGOS FISIOGRAFICOS DE CHILE Y ARGENTINA
Cordillera de la Costa
Cordillera de los Andes y regiones pre-andinas
Valle Central (excepto en la región de Magallanes)
Areas de volcanismo cuaternario
0
500
Km
MAR CHILENO
CHILE
76°
72°
68°
18°
22°
26°
30°
34°
78°
74°
70°
66°
PERÚ
Arica
BOLIVIA
Antofagasta
Copiapó
La Serena
OCÉANO PACÍFICO
Valparaíso
SANTIAGO
ARGENTINA
Curicó
Talca
estepa
Chillán
Concepción
78°
74°
70°
66°
38°
Temuco
Valdivia
Pto. Montt
42°
Castro
PACÍFICO
46°
Pto. Aisén
estepa
ARGENTINA
OCÉANO
50°
Pto. Natales
Pta. Arenas
54°
MAR CHILENO
80°
76°
72°
68°
64°

Figura 8.5. – *Mapa de Chile y del sector argentino de bosques templados, mostrando los rasgos fisiográficos característicos (modificado de Corvalán, 1965).*

cubierto de profundos sedimentos fluviales, corrientes de barro, glaciales y fluvioglaciales y gran parte de él está hundido en el mar en su área sur (Corvalán, 1965) (Figura 8.5).

Los ciclos glaciales e interglaciales representan una de las últimas etapas en la formación y modelado del planeta Tierra (Brüggen, 1948). La primera gran glaciación se produjo hace alrededor de 3,5 millones de años durante el período Terciario, era del Cenozoico. Luego, en el período de 3,5 a 2,1 millones de años atrás, no se tiene claridad respecto de las fluctuaciones glaciales, y entre 2,1 hasta 1 millón de años atrás ocurrieron varias glaciaciones (Mercer, 1976). Posteriormente, en el período Cuaternario se produjeron también varias glaciaciones. Durante la última glaciación antes de 56.000 AP (años antes del presente), los glaciares eran más extensivos, ocupando enormes superficies. Entre 19.500 y 13.000 AP, hubo pequeños y sucesivos avances, separados por interestadios en que los glaciares se redujeron a la mitad. Después de 13.000 AP, los hielos retrocedieron rápidamente y llegaron a los bordes o límites actuales alrededor de 11.000 AP (Mercer, 1976; Stuiver *et al.*, 1975). Durante el Holoceno o Tardiglacial se produjeron nuevos pequeños avances, llamados neoglaciales, los que culminaron entre 4.600 y 4.200 AP, entre 2.700 y 2.000 AP y uno final durante los últimos tres siglos (Mercer, 1976). Entre estos reavances los glaciares se redujeron quedando dentro de sus límites actuales. Los reavances de los glaciares derivan de episodios de intenso frío que se infieren por las evidencias físicas dejadas por los glaciares, por cambios en la flora y por variaciones registradas en testigos de sedimentos marinos (Mercer y Laugénie, 1973).

Durante los grandes avances de los glaciares en el Pleistoceno, la Cordillera de los Andes de toda la región correspondiente a los bosques templados sudamericanos estaba cubierta por una gruesa capa de nieve y hielo, de la cual se desprendieron glaciares de 10 a 30 km de ancho que dejaron profundas huellas en su avance hacia el oeste y hacia el este (Brüggen, 1938). La visualización de los efectos de los glaciares cuaternarios de los Andes de esta región, sólo es posible con claridad entre los 39° y los 42° latitud sur. Al norte de esa latitud los glaciares fueron menos potentes y no pudieron modelar tan claramente el paisaje. Además, las erupciones volcánicas postglaciales ocultaron las acumulaciones de origen glacial, impidiendo determinar fácilmente su cronología, e imponiendo su modelado (Laugénie, 1971).

Al sur de los 39° latitud sur las retiradas de los glaciares dejaron profundas excavaciones, ocupadas hoy por lagos que se ubican detrás de anfiteatros morrénicos cubiertos de bosques en el sector occidental (Laugénie, 1971) y perdiéndose en la estepa en el sector oriental (Figura 8.6) (Thomasson, 1963).

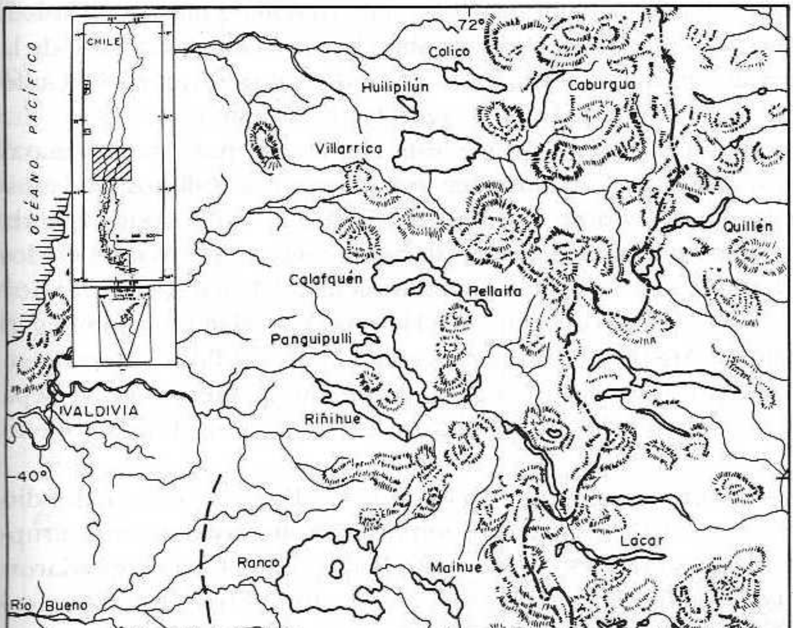

72°
CHILE
OCÉANO PACÍFICO
Colico
Huilipilún
Caburgua
Villarrica
Quillén
Calafquén
Pellaifa
Panguipulli
VALDIVIA
Riñihue
40°
Lácar
Ranco
Maihue
Río Bueno
OSORNO
Puyehue
Traful
Rupanco
Bonita
Nahuel Huapi
41°
Llanquihue
LAGOS DE ORIGEN GLACIAL Y VOLCANISMO POSTGLACIAL
Límite de Glaciación
Todos los Santos
Río Maullín
PUERTO MONTT
0 10 20 30 40 50 Km

Figura 8.6. – *Lagos de origen glacial y de volcanismo postglacial entre los paralelos 39° y 42° latitud sur (de Thomasson, 1963).*

Entre el Lago Villarrica y el Riñihue, en la Cordillera de los Andes, no hay un fuerte efecto de la glaciación, no observándose relictos de glaciación cuaternaria (Laugénie, 1971). Varios glaciares fluían desde los volcanes Quetropillán, Villarrica, Choshuenco y Mocho, desprendiendo brazos hacia los que hoy día son los lagos Caburga, Colico, Calafquén, Pellaifa, Neltume, Panguipulli, Pirihueico, así como el Lácar, y otros lagos del sector argentino. Sin embargo, gran parte del modelado del paisaje está impuesto por el volcánico postglacial y varios lagos son represas volcánicas, como los lagos Caburga, Pellaifa, Neltume y Pirihueico (Laugénie, 1971).

En el lado chileno, alrededor de las morrenas, se encuentran sectores bajos, mal drenados, ocupados por bosques húmedos de Ñadis, más hacia el oeste rellenos fluvioglaciales y hacia los contrafuertes orientales de la Cordillera de la Costa, terrazas, sobre depósitos más antiguos de cenizas volcánicas (Laugénie, 1971).

Hacia el sur de Chiloé, en la última glaciación, todo el territorio chileno habría estado cubierto por el hielo (Aravena, 1991). En el Archipiélago de Chiloé grandes glaciares descendían desde la Cordillera, excavando en su retirada diferentes fiordos y golfos que caracterizan a toda esta región. En la parte norte se formó así el Seno de Reloncaví y el Golfo de Ancud; el glaciar que lo formó (Comau) ocupó la costa nororiental de la Isla de Chiloé. Más al sur descendía un glaciar por el fiordo Reñihue y cubría la costa oriental central de la Isla. Más al sur, los glaciares que descendían del Yelcho, Corcovado y otros formaron el Golfo de Corcovado, pero no se sabe hasta dónde habrían llegado hacia el oeste.

Entre Aysén y Magallanes, gran parte del territorio está encubierto por grandes masas de hielo que dan origen a numerosos glaciares que llegan a los canales chilenos o a lagos. En el norte está el campo de hielos del Monte San Valentín (44° a 47° latitud sur) que da origen a varios glaciares, entre ellos al Ventisquero San Rafael. En el sur, entre los 48° y los 51° latitud sur se encuentra el gran campo de hielo patagónico sur, del cual se desprenden numerosos glaciares hacia el oeste (Ofhidio, Tempano, Hammick) y glaciares que llegan hasta los lagos O'Higgins, Viedma y Argentino por el este, como el glaciar Perito Moreno en este último. Estos glaciares en las épocas de avance llegaron hasta muy al interior en la estepa por el lado argentino y se pierden hundidos en los fiordos y canales por el lado chileno (Mercer, 1976).

Durante el período glacial, un gran glaciar cubrió casi toda la Patagonia y se extendió quizás hasta las Islas Malvinas (Auer, 1949). Posteriormente se produjeron sucesivas erupciones volcánicas y la retirada de los glaciares (Auer, 1949; Brüggen, 1948) que quedaron circunscritos a la parte sur del campo de hielo patagónico sur (ventisqueros Grey, Balmaceda, Dickson, etc.) y al sur de Tierra del Fuego, donde numerosos ventisqueros llegan al Canal Beagle.

Así como la breve y muy general descripción de las glaciaciones ocurridas en la región de los bosques templados chileno-argentinos está basada en los trabajos y publicaciones efectuados por los diferentes investigadores mencionados en las referencias correspondientes, una historia de la vegetación ligada a los fenómenos de glaciación no sería posible sin el gran aporte a este conocimiento realizado por Auer, Brüggen, Markgraff, en el sector argentino y, principalmente, por Heusser y Carolina Villagrán, en el chileno.

Las extremadamente bajas temperaturas del polo sur y del continente antártico en general, crean un fuerte gradiente de temperaturas entre el ecuador y el polo, gradiente que regula la circulación atmosférica general del hemisferio sur. Como resultado de este gradiente adquiere gran potencia el sistema de vientos del suroeste, el cual determina los temporales y altas precipitaciones del sur de Chile. Durante los milenios pasados este sistema se ha visto sucesivamente reforzado y debilitado, siendo así el factor principal que ha determinado tanto el crecimiento y avance, como la recesión y retirada de los glaciares y capas de hielo. Ello, a su vez, ha sido el determinante de las migraciones, cambios y distribución que ha tenido la vegetación durante esos milenios (Heusser, 1974).

Antecedentes sobre la vegetación en el Mesozoico y Terciario

Hace ya más de 140 millones de años, durante el período Jurásico, en puntos de Sudamérica, la Antártica, Australia, Nueva Zelanda y sur de África, en el continente hipotético llamado Gondwana, se habría desarrollado una importante flora de Gimnospermas, apareciendo por ese entonces varias Coníferas, Podocarpáceas y Araucariáceas típicas del hemisferio sur asociadas probablemente a un clima húmedo-cálido, templado a subtropical a templado. En el período Cretácico inferior que siguió al Jurásico, durante la era Mesozoica, el bosque antártico estaba dominado por Coníferas y Cicádales, similares a las del Triásico. En el Cretácico inferior se produce el advenimiento de las Angiospermas que se encuentran en muchos puntos de la Antártica (Torres, 1985). El desarrollo de las Angiospermas continúa durante el período Terciario de la era Cenozoica, entre los 70 y los 10 millones de años atrás y se estima que a fines de este período casi todas las plantas arbóreas vasculares que hoy abundan estaban presentes en el planeta (Torres, 1985).

Se cree que en el Terciario Inferior (Eoceno y Paleoceno, 66,6 a 36,6 millones AP) la flora de la Antártica y zonas aledañas correspondían a un clima templado-cálido a subtropical, en que se encontraban, entre otros, representantes de las familias Monimiáceas, Proteáceas, Anacardiáceas, Lauráceas, Myricáceas, Leguminosas, Icacináceas, Fagáceas, Cupresáceas y Podocarpáceas. Posteriormente, durante el Oligoceno y Mioceno y Plioceno es decir, entre 36,5 y 5,3 millones de años atrás, dominó un clima templado-frío con un bosque con elementos florísticos similares a los que tenemos hoy en los bosques templados de Chile y Argentina y de Nueva Zelanda y parte de Australia, dominados por *Nothofagus-Podocarous* (Figura 8.7).

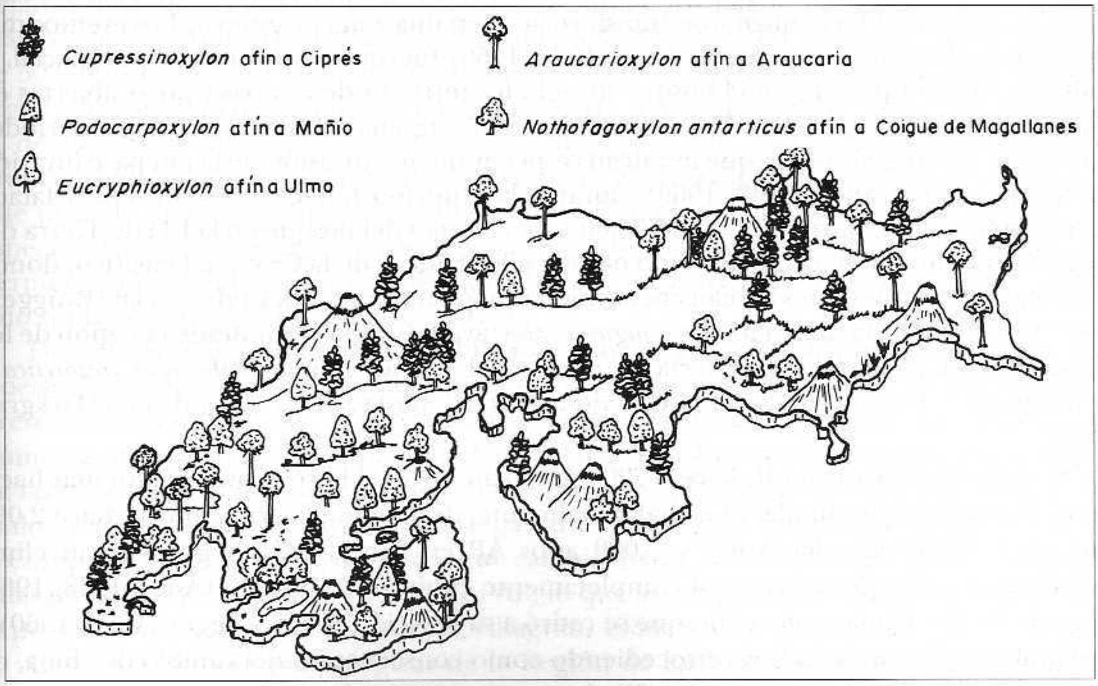

Cupressinoxylon afín a Ciprés
Araucarioxylon afín a Araucaria
Podocarpoxylon afín a Mañío
Nothofagoxylon antarticus afín a Coigue de Magallanes
Eucryphioxylon afín a Ulmo

Figura 8.7. – *Isla del Rey Jorge, en la Antártica hace millones de años, cuando no había hielo, cubierta de bosques similares a los templados de Chile y Argentina actuales (Según Torres, 1985).*

Las plantas arbóreas representadas en este último período y que formaban los bosques de la Figura 8.7 eran de los géneros *Nothofagoxylon* (Fagáceas), *Laurinoxylon* (Lauráceas), *Podocarpoxylon* (Podocarpáceas), *Dadoxylon, Araucarioxylon* (Araucariáceas) y de las familias Winteráceas, Proteáceas, Mirtáceas y Eucryphiáceas (Torres, 1985).

Historia cuaternaria de la vegetación

PATAGONIA Y TIERRA DEL FUEGO

El último millón y medio de años, conocido como el período Cuaternario en la era Genozoica ha estado afectado en gran medida por los fenómenos de glaciación y deglaciación. Gran parte de este período es poco conocido en cuanto a las estimaciones de cambios en la vegetación. La información existente abarca solamente la última edad glacial. Hace 41.000 años, durante un período interestadial, había en la costa atlántica de Tierra del Fuego una flora más abundante que el la actual, con árboles en las islas del Estrecho de Magallanes (Auer, 1960). En el mismo período por el sector de la Patagonia norte de Argentina (aproximadamente 39º latitud sur), el análisis de polen muestra que en sectores en que hoy existe una estepa árida, había una flora rica, con presencia de *Nothofagus dombeyi, Nothofagus alpina, Nothofagus pumilio* y *Araucaria araucana.* En esas áreas ahora secas de Argentina, ya había especies de Nothofagoxylon en el Terciario (Mioceno) hace unos 25 millones de años AP (Ragonese, 1977). Después del último gran avance de glaciares, ocurrido entre 15 y 20 mil años AP (Brüggen, 1948) gruesas capas de hielo invadieron toda la región de la Patagonia. A continuación se produjo la retirada de los hielos y, simultáneamente, una sucesión de erupciones de tobas volcánicas provenientes de diferentes volcanes a lo largo de los Andes Patagónicos (Brüggen, 1948; Auer 1949, 1960). En primera instancia los terrenos abandonados por el hielo quedaron transformados en una zona de estepas. Los eventos más importantes de erupciones, según Auer (1949, 1960) fueron tres durante el postglacial. A inicios de la edad postglacial el bosque invadió los terrenos de estepas y áreas abiertas en general. Durante el postglacial se alternan en la Patagonia y Tierra del Fuego períodos secos-cálidos y húmedos-fríos que implican respectivamente invasión de la estepa e invasión del bosque. Según Auer (1949, 1960), durante la erupción I, hace 9.000 años AP (datada posteriormente por Stern (1990) en 10.500 AP), el límite del bosque en la Isla de Tierra del Fuego se encontraba hacia su extremo oeste, en los faldeos de la Costa del Pacífico, donde probablemente los bosques habían encontrado refugio durante el período glacial (Brüggen, 1948). Con la retirada del hielo, *Nothofagus dombeyi* avanzó hacia el sur desde la región de los 41° sur y *Nothofagus betuloides* hacia el norte. Del mismo modo *Nothofagus antarctica* y *Nothofagus pumilio* avanzan hacia el este desde los 41° hasta los 55° latitud sur (Markgraf, 1983).

Después de la erupción II, hace 5.000 a 6.600 años AP, el bosque avanza aún más hacia el este, hasta un límite similar al actual. Finalmente, después de la erupción III, hace 2.000 años en la Patagonia del Norte y 3.000 años AP en Tierra del Fuego, con un clima frío-húmedo, la región estuvo casi completamente cubierta de bosque (Auer, 1948, 1960; Brüggen, 1948). Finalmente, el bosque se retiró a su posición actual y, según Auer (1960) y Markgraf (1983) continúa hoy retrocediendo como consecuencia del cambio de clima, de la tala de bosques y del sobrepastoreo. Los bosquetes que quedan en la estepa serían relictos de un bosque continuo más antiguo.

REGIÓN DE LOS CANALES

La historia climática y vegetacional que se expone en esta parte está basada en un estudio de fósiles de escarabajos y de polen realizado en Puerto Edén, Isla Wellington (49°0' Lat. sur y 74°25' Long. oeste) (Ashworth *et al.*, 1991).

De acuerdo con este estudio los canales no habrían estado enteramente cubiertos de hielo hace 13.000 años AP. La vegetación que invadió los terrenos deglaciados correspondió a un campo de *Empetrum* en el que bosquetes de *Nothofagus* estaban restringidos a sitios protegidos. El clima existente en ese momento se supone más ventoso y probablemente más seco que el actual.

De 13.000 años AP a 9.500 años AP, el bosque de *Nothofagus* se expandió, posiblemente en respuesta a menos viento y más humedad disponibles. Desde 9.500 a 5.500 años AP el clima fue tan húmedo como el del momento presente, evidenciado por alta presencia de plantas de mallines norpatagónios y de escarabajos acuáticos. Desde 5.500 a 3.000 años AP el clima fue más seco, como lo indica la expansión de los campos de *Empetrum* y su reducción a hábitat mésicos. Desde 3.000 años AP hasta hoy día los hábitat mésicos dominaron a medida que el clima volvía a ser más húmedo.

Las especies leñosas que han tenido predominancia a lo largo de esta historia de fluctuaciones entre episodios más húmedos y más secos han sido *Nothofagus antarctica, N. betuloides, Pilgerodendron uviferum, Drimys winteri, Podocarpus nubigena, Desfontainea spinosa, Escallonia alpina, Dacrydium fonkii, Tepualia stipularis, Empetrum nigrum* y Myrtáceas. En los tiempos actuales se encuentra también *Weinmannia trichosperma, Pseudopanax laetevirens* y *Embothrium coccineum*, entre otras.

CHILOÉ Y REGIÓN DE LOS LAGOS

En la Región de los Lagos es donde se han conservado mejor las evidencias de cambios ocurridos durante los ciclos glacial-interglaciales del Pleistoceno. Las sucesivas glaciaciones dejaron morrenas a diferentes distancias al oeste de los Lagos, las que tuvieron el límite máximo que se observa en el mapa de la Figura 8.8 (Mercer, 1972; Heusser, 1974). Hace más de 50.000 años (Stuiver *et al.*, 1975), durante la última interglaciación, se desarrolló en esta región una pradera de gramíneas, con clima seco y templado, posiblemente más cálido que el de hoy. Posteriormente, sucedió a ella un bosque de *Nothofagus* rico en especies e interrumpido por claros locales con pastos, hierbas y arbustos. El clima imperante durante este período de bosque fue templado-húmedo. Este bosque habría estado constituido por especies del tipo *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus obliqua*, con especies de Myrtáceas y ello permite suponer que las características templado-húmedas del clima interglacial habrían sido similares a las de hoy (Heusser, 1974).

Durante la última edad glacial del Pleistoceno, lenguas de glaciares fluían hacia el este y oeste de los Andes en las regiones sur y austral (Heusser, 1974). Hace 30.500 años AP, la presencia de especies de *Astelia* y *Donatia* sugieren en Chiloé el desarrollo de áreas muy húmedas, del tipo turberas o mallines. Con posterioridad, hacia 27.000 años AP, un cambio de las condiciones climáticas que significó aridez, probablemente en condiciones interestadiales, permite el desarrollo de una estepa caracterizada por indicadores como Gramíneas y Compuestas. Se vuelve a producir un cambio hacia condiciones más frías y húmedas nuevamente entre 27.000 y 18.000 años AP, lo que se evidencia por un nuevo aumento en la presencia de *Astelia* y de *Dacrydium* (Villagrán, 1988a).

Las observaciones palinológicas de la Región de los Lagos al norte de Chiloé indican condiciones de tundra, caracterizada por taxa herbácea subalpina y alpina, y con sectores de tipo parque con escasos representantes tipo *Nothofagus obliqua* y Myrtáceas al principio de

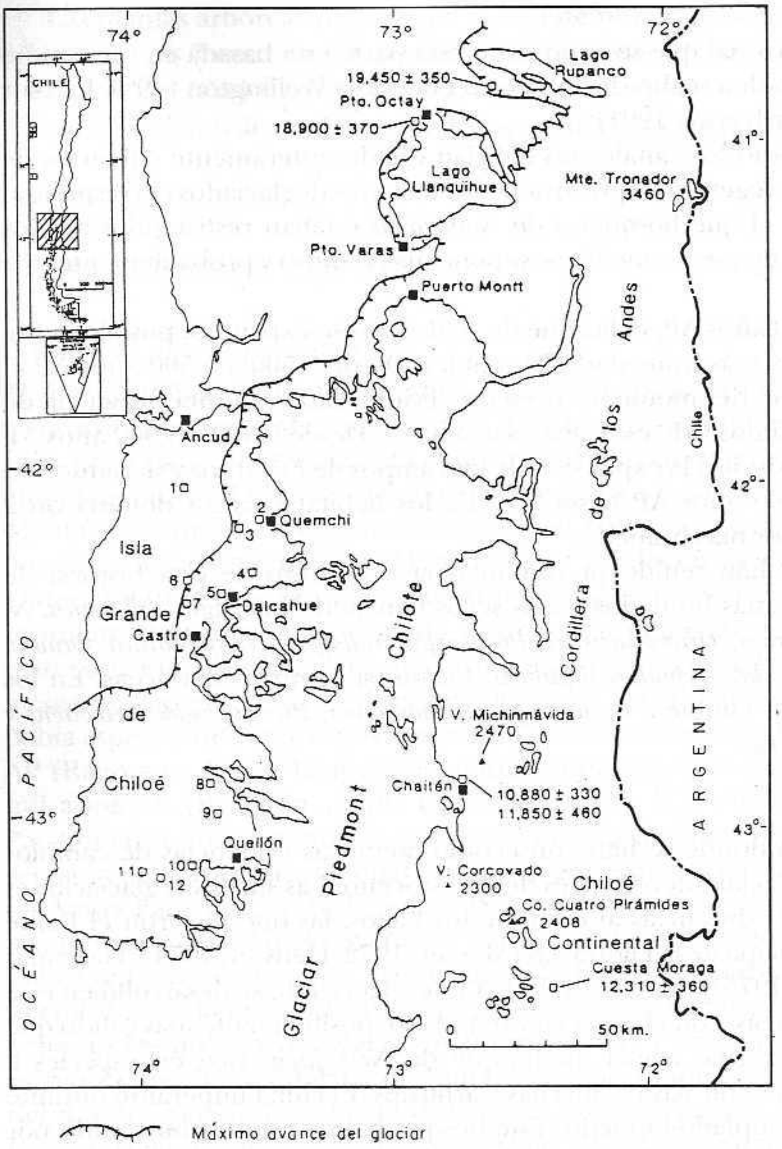

74°
73°
72°
CHILE
Lago
Rupanco
19,450 ± 350
Pto. Octay
18,900 ± 370
41°
Lago
Llanquihue
Mte. Tronador
3460
Pto. Varas
Puerto Montt
Andes
Ancud
-42°
42°
1
2
Quemchi
3
Isla
4
5
6
7
Dalcahue
Grande
Castro
Chilote
Cordillera
de
los
Chile
ARGENTINA
de
PACIFICO
V. Michinmávida
2470
Chiloé
8
9
Chaitén
10,880 ± 330
11,850 ± 460
-43°
43°
Piedmont
Quellón
10
11
12
V. Corcovado
2300
Chiloé
Co. Cuatro Pirámides
2408
Continental
Cuesta Moraga
12,310 ± 360
OCÉANO
Glaciar
0
50 km.
74°
73°
72°
Máximo avance del glaciar

Figura 8.8. – *Mapa que muestra la posición de máximo avance del glaciar del piedmont chilote que en ese momento (19.000 a 20.000 años AP) forma parte del complejo glaciar que se extiende hacia la región de Los Lagos al norte y hacia los archipiélagos de la región austral. (Según Heusser, 1990).*

la glaciación de Llanquihue, hace 40.000 años AP. Más tarde se desarrollaría en el área un bosque de alta montaña de *Nothofagus pumilio-Nothofagus antarctica* (Heusser, 1974).

Durante el máximo de la Glaciación de Llanquihue, entre 24.000 y 19.000 años AP, una vegetación de Gramíneas, Cyperáceas y Tubulifloras, cubrió en forma extensiva gran parte del valle central, constituyendo una tundra con temperaturas promedio de hasta menos de 8° C en enero. Luego, entre los 19.000 y los 15.000 años AP el clima se habría hecho más cálido y más húmedo permitiendo la incorporación de bosque probablemente de *Nothofagus pumilio-Nothofagus antarctica* con Gramíneas y Cyperáceas (Heusser, 1974).

La interpretación climática de la vegetación glacial de la Región de los Lagos es concordante con las reconstrucciones paleoambientales propuestas principalmente para la Antarctica.

Durante el último máximo glacial, entre 18.000 y 20.000 años AP las masas de aire subantártico y subtropical fueron desplazadas 5° a 7° al norte de su posición actual (50 a 55°)

significando un paleoclima frío y húmedo con temperaturas de verano más bajas que las de hoy en alrededor de 7ºC y una precipitación anual mayor en un factor de 2 (Heusser,1990). Una consecuencia de esto fue el avance del glaciar del piedmont chilote (Figura 8.8) y la expansión hacia el norte de la vegetación de turberas y pantanos con escasos árboles (Moorland magallánico según Moore, 1983). Del mismo modo los bosques lluviosos de *Nothofagus* que hoy dominan al sur de los 38º latitud sur, se habrían expandido hacia el norte (Villagrán, 1988a) y *Prumnopytis andina* habría descendido desde las áreas altas hacia las tierras bajas (Heusser, 1990).

Durante el período Tardiglacial, entre 15.000 y los 12.000 años AP, se produjo un reavance del glaciar de Llanquihue lo que significó la disminución en los *Nothofagus* y la reinstalación de una tundra de Gramíneas-Cyperáceas y Tubulifloras (Heusser, 1974). Con posterioridad a este período se produjo un aumento de la temperatura promedio de enero a alrededor de 13° C y abundantes precipitaciones, lo que determinó que entre 12.500 y 11.000 años AP se iniciara una colonización de árboles. En la Depresión Intermedia, incluyendo la Costa Oriental de Chiloé, varias especies de Myrtáceas fueron el elemento arbóreo, principalmente *Amomyrtus* y *Myrceugenia*, con *Nothofagus* probablemente del tipo *dombeyi*, y en asociación con los géneros *Maytenus, Lomatia, Hidrangea*, y otras especies de zonas bajas de los tiempos actuales y baja representación de *Weinmannia trichosperma* y *Eucryphia cordifolia* (Heusser, 1974; Villagrán, 1991). Una disminución de la temperatura del orden de 1° C que la llevó a un promedio de 12° C en enero, determinó que entre los años 11.000 y 10.000 AP adquiriese predominancia *Nothofagus dombeyi*, probablemente junto a *Nothofagus nitida* y *Nothofagus betuloides*, en asociación con *Podocarpus, Pseudopanax, Drimys* y *Fitzroya* y otros géneros propios de zonas montañosas de mediana altitud (Heusser, 1974). Al sur de la Isla de Chiloé y extremo sur de la Depresión Intermedia, predominaron *Fitzroya cupressoides, Pilgerodendron uviferum* y *Tepualia stipularis*, probablemente, lo mismo que las Myrtáceas de la Depresión Intermedia, adaptados a sustratos de mal drenaje, derivados de efectos periglaciales. En la Costa Oriental de la Isla se encuentran también con baja representatividad *Weinmannia trichosperma, Eucryphia cordifolia* y *Caldcluvia paniculata*. En la Cordillera de la Costa predominó en este período *Nothofagus* tipo *dombeyi*, con *Podocarpus nubigena* en el dosel intermedio. En las cumbres de esta cordillera permanecieron tundras magallánicas dominadas por plantas en cojín, en tanto *Fitzroya* y *Pilgerodendron* eran escasos en esta Cordillera. Mientras *Nothofagus dombeyi* avanza hacia el este invadiendo la Depresión Intermedia, *Podocarpus nubigena* lo hace solamente en el sector del Estuario de Reloncaví (Villagrán, 1991).

Al este de la Cordillera de los Andes los movimientos de los glaciares fueron similares a los del oeste en esta región. Por ello, antes de 13.000 años AP se registra una vegetación caracterizada por Gramíneas, Compuestas, especies de los géneros *Ephedra* y *Empetrum* y de las Proteáceas *Lomatia* y *Gevuina* y muy poco *Nothofagus*, lo que señala que la estepa penetró hacia el oeste en los valles andinos y que la precipitación pudo haber sido menor que 500 mm (Markgraf, 1983). A partir de 13.000 años AP aumentan considerablemente *Nothofagus* y *Austrocedrus*, mientras disminuyen las hierbas y Gramíneas, debido seguramente a un aumento de la precipitación a valores sobre 500 mm anuales que corresponden a la transición entre el bosque y la estepa, con la ocurrencia de un bosque abierto de *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis* (Markgraf, 1983).

Según Heusser (1974), alrededor de 10.000 años AP terminaría la glaciación de Llanquihue. El Postglacial u Holoceno se inicia con un progresivo aumento de la temperatura, que alcanzó un máximo promedio en enero de 17° C, alrededor de los 8.000 años AP. A los 10.000 años AP se registra en toda la Región de los Lagos y Chiloé una invasión inicial de árboles que domina *Weinmannia trichosperma*, asociado con *Saxegothaea, Nothofagus, Eucryphia* y *Tepualia*. En la medida que aumenta la temperatura y sequedad entre los 9.000 y los 7.000 años, AP, los bosques dominados por *Weinmannia* son desplazados por bosques de *Nothofagus* y *Eucryphia* (Heusser, 1974). Paralelamente, entre los 9.500 y los 3.000 años, AP, las Myrtáceas retrocedieron hacia los sitios más oceánicos de la Isla de Chiloé y la Depresión Intermedia fue colonizada por elementos más termófilos y resistentes a la sequía que las Myrtáceas y probablemente *Drimys* como *Eucryphia* y *Aextoxicon* (Villagrán, 1991) como asimismo *Persea lingue*. Durante los períodos con temperaturas y lluvias moderadas, *Weinmannia trichosperma* alcanzaba el máximo (9.500 AP), mientras que *Eucryphia cordifolia* lo alcanzaba en los lapsos de más altas temperaturas y mayor sequedad (7.000 años AP) (Villagrán, 1991).

En este mismo período y en concordancia con los desplazamientos señalados, los *Nothofagus* del tipo *dombeyi* ascienden altitudinalmente, aprovechando su condición de más resistencia al frío. Entretanto el bosque caducifolio de *Nothofagus alpina-Nothofagus obliqua*, relativamente más termófilo y resistente a la sequía, se expande hacia el sur y a lo largo de la Cordillera de los Andes (Villagrán, 1991).

En el Holoceno Superior, después de 5.000 años se producen fluctuaciones en el dominio de unas u otras especies, derivadas de cambios de temperaturas y humedad ocurridos por neoglaciaciones entre los 4.600 y 4.200 años AP, los 2.700 y 2.200 años AP y en los últimos 3 siglos (Heusser, 1974, 1990).

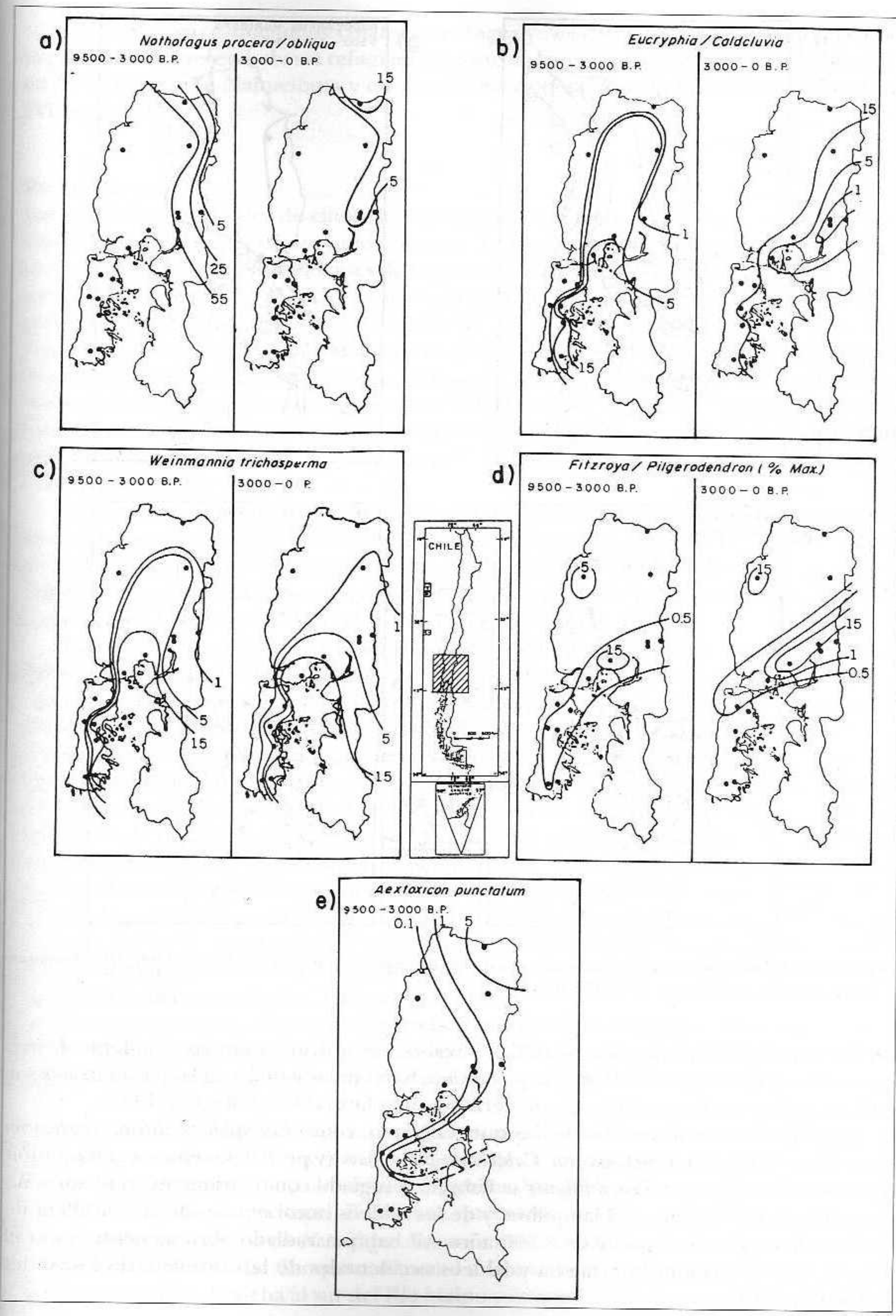
En los Andes orientales y en la alta montaña, probablemente aparecen en esta latitud *Nothofagus antarctica* y *Nothofagus pumilio*, posiblemente derivado de un clima más seco y con inviernos más fríos, fase que duró hasta los 5.000 años AP (Markgraf, 1983). Entre los 5.000 y los 3.000 años AP, debido a un aumento de la precipitación por sobre 1.500 mm anuales, *Nothofagus dombeyi* aparece como dominante, asociado con las dos especies caducifolias *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus antarctica*. A partir de los 3.000 años hasta el presente, el aumento de las Gramíneas parece indicar una disminución en la precipitación que ha conducido a bosques abiertos de *Nothofagus* (Markgraf, 1983).

Según Villagrán (1991), la flora actual de los bosques templado-lluviosos se estructuró a partir de los 3.000 años AP en esta región de Los Lagos y de Chiloé, de acuerdo con la siguiente secuencia de eventos:

a) Retroceso hacia el norte del bosque de *Nothofagus alpina-Nothofagus obliqua*, por la Depresión Intermedia (Figura. 8.9a).
b) Expansión hacia la Cordillera de los Andes de *Eucryphia cordifolia* (Figura 8.9b), *Weinmannia trichosperma* (Figura 8.9 c), *Fitzroya cupressoides* y *Pilgerodendron uvifera* (Figura 8.9 d).
c) Mezcla de las especies indicadas en b) con *Aextoxicon punctatum* (Figura 8.9 e), *Nothofagus* tipo *dombeyi* (Figura 8.9 f) en la Cordillera de los Andes. Además, desplazamientos de *Podocarpus nubigena* hacia la Cordillera de los Andes en el sector andino de Todos los Santos (Figura 8.9g).
d) Probable desplazamiento de las Myrtáceas a la vertiente occidental de la Cordillera de la Costa (Figura 8.9 h-i).

Las Figuras 8.9 a) hasta i) muestran la paleodistribución y los desplazamientos de las diferentes especies entre los períodos 9.500 AP y 3.000 AP o al momento actual (Villagrán, 1991).

Durante las glaciaciones las distintas especies del bosque templado parecen haberse refugiado en la Cordillera de Piuché en la Isla de Chiloé y en la Cordillera Pelada de la Cordillera de la Costa de Valdivia, así como en las montañas bajas del suroeste de la Isla de


a)
Nothofagus procera / obliqua
9500 - 3000 B.P.
3000 - 0 B.P.
15
5
5
25
55
b)
Eucryphia / Caldcluvia
9500 - 3000 B.P.
3000 - 0 B.P.
1
5
15
15
5
1
c)
Weinmannia trichosperma
9500 - 3000 B.P.
3000 - 0 P.
1
5
15
1
5
15
CHILE
d)
Fitzroya / Pilgerodendron (% Max.)
9500 - 3000 B.P.
3000 - 0 B.P.
5
0.5
15
15
15
1
0.5
e)
Aextoxicon punctatum
9500 - 3000 B.P.
0.1
1
5

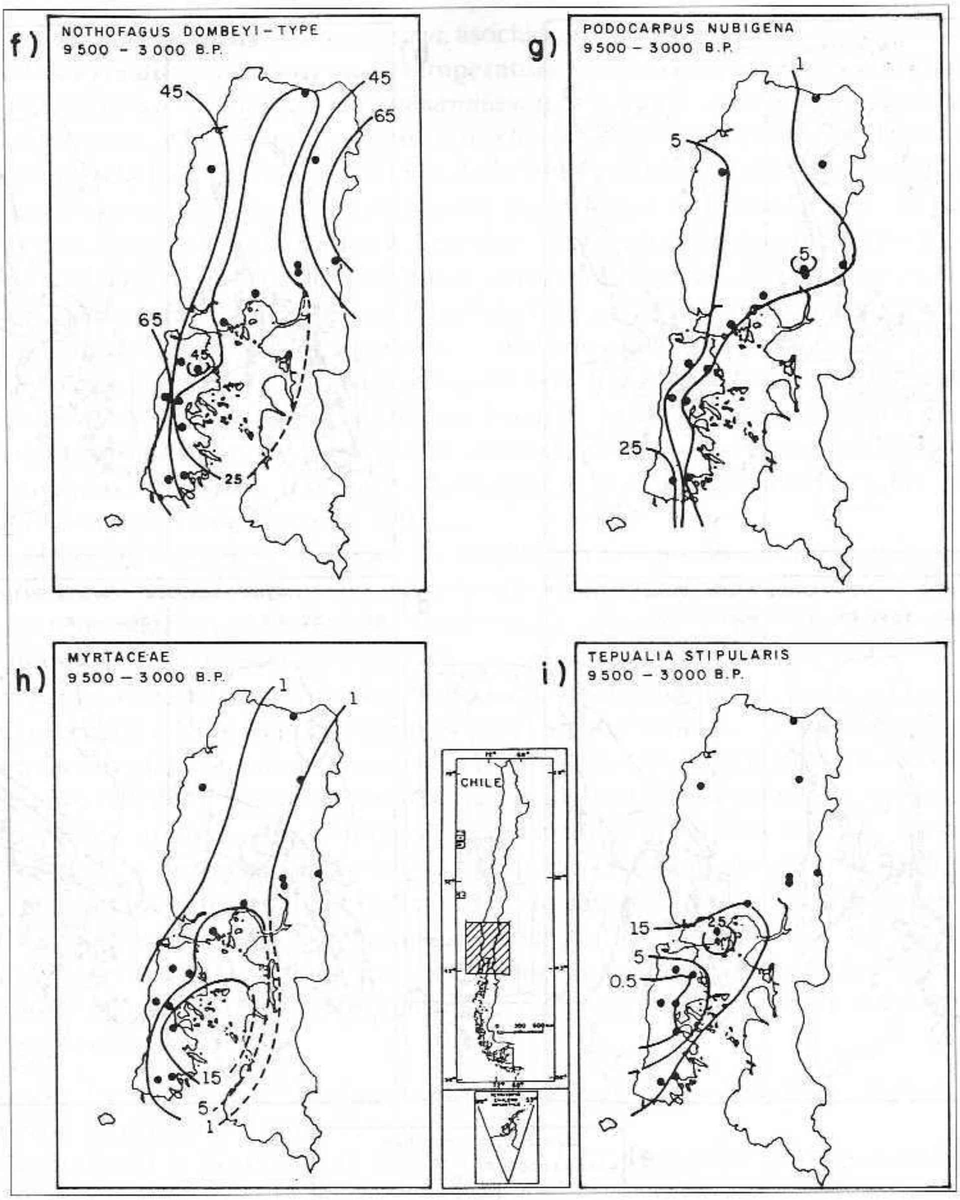

f)
NOTHOFAGUS DOMBEYI-TYPE
9500 - 3000 B.P.
45
45
65
65
45
25
g)
PODOCARPUS NUBIGENA
9500 - 3000 B.P.
1
5
5
25
5
h)
MYRTACEAE
9500 - 3000 B.P.
1
1
15
5
1
CHILE
i)
TEPUALIA STIPULARIS
9500 - 3000 B.P.
15
25
5
0.5

Figura 8.9. – *Paleodistribución y desplazamientos de las diferentes especies entre los años 9.500 y 3.000 AP o el momento actual (= 0), según Villagrán (1991) (Véase texto).*

Chiloé. Desde ahí las especies higrófilas y resistentes al frío, como las Coníferas, *Drimys winteri*, las Myrtáceas y los *Nothofagus* tipo *dombeyi*, habrían radiado hacia las partes bajas y sur de Llanquihue, en los períodos de temperaturas más favorables (Villagrán, 1991).

Las especies más termófilas del bosque templado, como *Eucryphia cordifolia*, *Aextoxicon punctatum*, *Weinmannia trichosperma*, *Caldcluvia paniculata* (y probablemente, según opinión del autor, *Laurelia spp.* y *Persea lingue*) se habrían refugiado como bosquetes en sectores no glaciados de la costa sur de Llanquihue y de los faldeos nororientales de la Cordillera de Piuché, desde donde a partir de 9.500 años AP habrían radiado abruptamente hacia el noreste, a la Depresión Intermedia y faldeos occidentales de la Cordillera de los Andes (Villagrán, 1991).

Los *Nothofagus* caducifolios (*Nothofagus obliqua* y *Nothofagus alpina*) y la Conífera *Prumnopytis andina* parecen haberse refugiado al norte de la región de Los Lagos, probablemente en la Cordillera de Nahuelbuta y en los faldeos orientales de la Cordillera de los Andes (Villagrán, 1991).

REGIÓN MEDITERRÁNEA

Las condiciones glaciales de clima del Cuaternario existentes en la Depresión Central del Chile Mediterráneo o en los sitios vecinos de los Andes argentinos, se han deducido principalmente de los antecedentes de Laguna de Tagua-Tagua (34°30' latitud sur) (Heusser, 1983; Markgraf, 1983). Un aumento marcado de la precipitación, que también se produjo en el norte chico de Chile (30° a 33° latitud sur) (Paskoff, 1970), determinó la expansión hacia el norte en 5° de latitud, de las especies de *Nothofagus* del tipo *dombeyi, Nothofagus obliqua, Nothofagus alpina, Podocarpus saligna* y *Prumnopytis andina*, durante el último máximo glacial entre los 28.000 y los 14.000 años AP (Villagrán, 1989c). La expansión hacia el norte de esta flora higrófila durante la última glaciación, determinó que el límite del clima mediterráneo, ubicado hoy en los 38° latitud sur, se desplazara a los 33° latitud sur (Van Husen, 1967).

Con posterioridad a estos eventos, durante el Holoceno o Postglacial, hubo un proceso de desecación, que se habría manifestado tanto en la costa como en la Depresión Central y en los faldeos andinos de Chile mediterráneo y las mismas latitudes de los Andes argentinos, donde la vegetación habría cambiado desde una comunidad glacial patagónica a las comunidades actuales conocidas como Monte (Villagrán y Varela, 1989).

También durante gran parte del Holoceno predominó un clima seco a lo largo de la costa semiárida de Chile Central. A lo largo de ella predominaron especies arbustivas y herbáceas de la región semiárida, como Gramíneas, Compuestas, Crucíferas, Malváceas, Ephedra (Villagrán y Varela, 1989). Las condiciones más secas habrían disminuido el rango de distribución del bosque esclerófilo en Chile Central durante gran parte del Holoceno y habrían permitido una expansión de los matorrales semiáridos desde el norte, mientras que las especies caducifolias de *Nothofagus* y otras se habrían desplazado hacia el sur, ocupando los Andes de la Región de Los Lagos y hacia el lado argentino en Nahuel Huapi, Lácar y Futalafquén (Auer, 1948). También se habrían visto afectados en su distribución los *Nothofagus* caducifolios del lado argentino, cuyo máximo límite norte actual solamente fue alcanzado alrededor de 4.500 años AP, en los 36°50' latitud sur (Markgraf, 1987; Villagrán y Varela, 1989). La vegetación en esa latitud, que hoy presenta *Araucaria araucana*, habría estado dominada, debido a la mayor aridez, por especies de Umbelíferas y Ephedra, indicadoras de esa condición (Heusser *et al.*, 1988).

Como consecuencia del retroceso hacia el sur de la flora higrófila y como una evidencia del fenómeno, quedaron los siguientes relictos vegetacionales de los bosques expandidos hacia el norte durante los períodos glaciales (Villagrán, 1989c):

- Bosquetes aislados dominados por *Aextoxicon punctatum* en las mayores alturas de los cerros costeros del Norte Chico (Fray Jorge, Talinay, Santa Inés y otros), y en las quebradas costeras en Chile Central (Zapallar, San Pedro, numerosas quebradas cercanas a Melipilla y Lago Rapel, Pichilemu, quebradas en la Región del Maule, etc.).
- Bosques caducifolios de *Nothofagus obliqua* en la Cordillera de la Costa de Chile Central (cerros El Roble y La Campana, Cuesta La Dormida entre Santiago y Valparaíso, Altos de Cantillana y Loncha al sur del Río Maipo y numerosos bosquetes pequeños ubicados

entre los 34° y los 35° de latitud sur). Del mismo origen serían los bosques de *Nothofagus obliqua* de Sierras de Bellavista.
- Manchas de tundras o turberas (moorland magallánico) en las cumbres de la Cordillera de la Costa en Chile sur-central (Cordillera de Nahuelbuta, Cordillera Pelada, Cordillera de Piuché).

Según Skottsberg (1948) y Looser (1935), *Aextoxicon punctatum* se habría expandido hacia el norte durante el último máximo glacial junto a los bosques de *Nothofagus* y a la flora magallánica. Muñoz y Pisano (1947) estiman que el evento se habría producido en una glaciación previa. Por su parte, Schmithüsen (1956) sugiere que los bosques de *Aextoxicon punctatum* se habrían establecido en el Terciario y que serían de origen tropical. A su vez, Troncoso, Villagrán y Muñoz (1980) indican que los bosquetes de *Aextoxicon punctatum* indicados serían remanentes de una vegetación continua presente durante el Pleistoceno a lo largo de la costa de Chile Central, y que la discontinuidad actual es una consecuencia de la expansión durante el Holoceno de las especies esclerófilas, mejor adaptadas a climas con estaciones muy secas.

Las actuales condiciones climáticas de toda esta región y por lo tanto la actual distribución de la vegetación, fueron logradas sólo a partir de 3.000 años AP.

CAPÍTULO IX

ANTECEDENTES SOBRE LA DINÁMICA DE LOS BOSQUES DEL TIPO FORESTAL ESCLERÓFILO

1. Descripción general

Bajo el nombre de tipo forestal esclerófilo se agrupan diferentes tipos de comunidades forestales propias de la región mediterránea de Chile, denominada Zona Mesomórfica por Pisano (1954). La característica común de estas comunidades es la presencia dominante de especies esclerófilas o de hojas duras (durifoliadas según Hueck, 1978), que poseen dimensiones tales que permiten calificarlas como arbustivas o arborescentes.

Estos bosques esclerófilos de la tipología forestal chilena son clasificados de distintas maneras e identificados con distintos nombres por los numerosos autores que han trabajado en la región. Algunos de los más importantes se muestran en la Tabla 9.1.

Analizando la Tabla 9.1 se puede verificar que el espinal de *Acacia caven* es común a todas las clasificaciones. Los rodales mixtos de especies arbóreas esclerófilas comprenden a los bosques de Boldo y a los de Quillay y de Peumo, de Hueck (1978), así como a los bosques de tierras altas y media altitud, de Quillay-Litre y Peumo-Litre, de Donoso (1982) y, a los matorrales arborescentes de la Cordillera de la Costa, matorrales espinosos subandinos, matorral costero mesomórfico y matorral preandino de hojas lauriformes, de Pisano (1954) y Fuenzalida (1965). Los palmares de *Jubaea chilensis* ubicados en sus clasificaciones por Hueck (1978) y Donoso (1982), corresponden a ellas efectivamente, pero por su especial característica y su fragilidad como ecosistema, se prefirió por parte de los organismos competentes de Chile, clasificarlos como un tipo forestal independiente en la tipología (Donoso, 1981b).

Los rodales hidrófilos de quebradas de la tipología se encuentran identificados como bosques de vega en la clasificación de Hueck (1978) y como higrófilos de quebradas y suelos húmedos en la clasificación de Donoso (1982). Los tipos de vegetación ubicados en la zona mesomórficas por Pisano (1954) y Fuenzalida (1965) con los nombres de estepa costera de arbustos y hierbas mesófitas y matorral espino subandino, corresponderían más bien, el primero, a una vegetación transicional de las zonas semiáridas o xeromórficas hacia las mesomórficas o mediterráneas, y el segundo, a una condición xeromórfica derivada de la combinación de los efectos de la altura y el clima seco de esta parte vegetacional dentro de la zona mesomórfica.

Es interesante destacar que Schmithüsen (1964) identifica como tipo de vegetación de tierras bajas a los que él llama bosques esclerófilos convergentes con bosques mediterráneos siempreverdes. Una clasificación muy detallada de los bosques llamados esclerófilos y espinosos la realiza Gajardo (1980 y 1990), quien estima una superficie de 7.868.750 héctareas cubiertas con esta vegetación en donde, sobre la base de las clasificaciones de la vegetación esclerófila señaladas, se pueden establecer los siguientes límites geográficos del tipo forestal: 30°50' latitud sur (sur del Río Limarí) a 36°30' lat. sur (Río Itata), por la Cordillera de la Costa; 30°50' lat. sur a 37°50' lat. sur (Río Malleco) por la Depresión Central;

Tabla 9.1.- Clasificación de la vegetación que conforma el tipo forestal esclerófilo según diferentes autores.

Según Hueck 1978 basado en Schmithüsen 1956 y Oberdorfer, 1960	Según Pisano 1954 y Fuenzalida, 1965	Según Donoso 1982, basado en Müeller-Dombois y Ellenberg, 1984	Según Donoso 1981b (tipología actual de Chile)
Alianza Lithraeon a) Bosque de Boldo b) Bosque de Quillay c) Matorral espinoso y arenales con Fabiana d) Palmares Alianza Cryptocaryon e) Bosque de Belloto f) Bosque de Peumo Además en distintas formas g) Bosques de Vega	Zona Mesomórfica 1) Estepa con *Acacia caven.* 2) Estepa costera de arbustos y hierbas mesófitas. 3) Matorrales arborescentes de la Cordillera de la Costa. 4) Matorrales espinosos subandinos. 5) Matorral costero mesomórfico. 6) Matorral preandino de hojas lauriformes. Zona Hidromórfica Matorrales de transición	I. Bosques principalmente siempreverdes A) Bosques latifoliados siempreverdes esclerófilos con lluvias invernales y sequía estival pronunciada. 1. De tierras planas a) Espinal o sabana de Acacia caven b) Palmares de *Jubaea chilensis* con sotobosque esclerófilo. 2. De tierras altas a media altitud a) *Quillaja saponaria* *Lithraea caustica* b) *Cryptocarya alba* *Lithraea caustica* 3. Higrófilos de quebradas y suelos húmedos a) *Cryptocarya alba-Beilschmiedia miersii-Drimys winteri*	Tipo forestal Esclerófilo a) Espinal b) Rodales mixtos de especies arbóreas esclerófilas c) Rodales hidrófilos de quebradas.

Fuente: Donoso, 1982.

32º lat. sur (altura de Los Vilos) a 37º50' lat. sur (altura de Collipulli), por la Cordillera de los Andes (Figura 9.1).

Una completa descripción de los factores medioambientales que caracterizan a la región mediterránea donde se inserta el tipo forestal esclerófilo, se encuentra en Fuenzalida (1965), Thrower y Bradbury (1973) y Miller *et al.* (1977). Un resumen de estos antecedentes se puede buscar en Donoso (1981b), Donoso (1982) y Quintanilla (1977). En términos generales, el tipo forestal esclerófilo se desarrolla íntegramente en el clima mediterráneo, que se caracteriza por una alta concentración de las precipitaciones en los meses de invierno y por veranos muy cálidos y muy secos. La variación de estas características es muy clara en el sentido latitudinal, aumentando las precipitaciones de norte a sur y disminuyendo la longitud del período seco de verano (Figura 9.2). También se produce una fuerte variación en el sentido longitudinal, lo que está relacionado con el efecto de biombo climático de las cordilleras; esto determina un aumento importante de la precipitación en las laderas

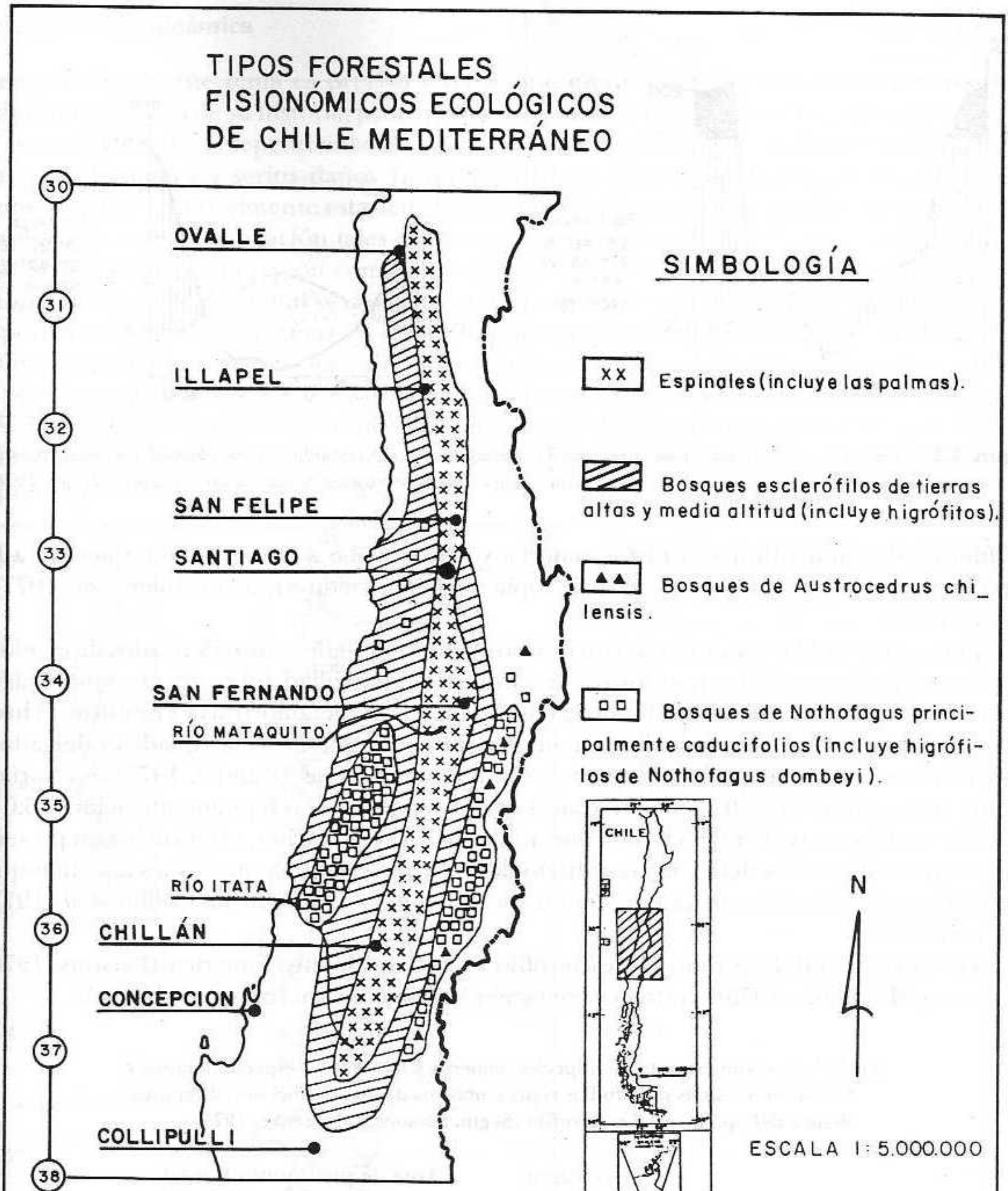

TIPOS FORESTALES
FISIONÓMICOS ECOLÓGICOS
DE CHILE MEDITERRÁNEO
30
31
32
33
34
35
36
37
38
OVALLE
ILLAPEL
SAN FELIPE
SANTIAGO
SAN FERNANDO
RÍO MATAQUITO
RÍO ITATA
CHILLÁN
CONCEPCION
COLLIPULLI
SIMBOLOGÍA
Espinales (incluye las palmas).
Bosques esclerófilos de tierras altas y media altitud (incluye higrófitos).
Bosques de Austrocedrus chilensis.
Bosques de Nothofagus principalmente caducifolios (incluye higrófilos de Nothofagus dombeyi).
CHILE
N
ESCALA 1:5.000.000

Figura 9.1. – *Mapa de distribución geográfica generalizada de los tipos forestales de la región mediterránea de Chile. Fuente:* Donoso, 1982).

occidentales de las cordilleras y una disminución en las laderas de sotavento y en la Depresión Central. Del mismo modo, este efecto se observa en las temperaturas, que son más contrastadas en la Depresión Central y laderas orientales. Los efectos de radiación solar, por contraste entre exposiciones, son también muy pronunciados (Donoso, 1981a).

La geomorfología de la región es abrupta debido a su juventud y está muy influenciada por el clima, en el sentido que hay un claro efecto de erosión y depositación, originados por

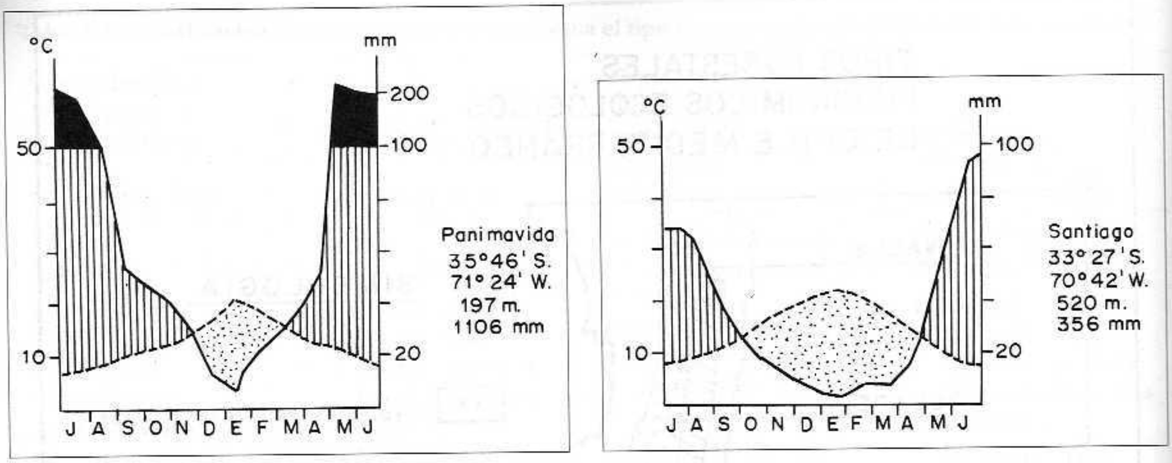


Figura 9.2. – *Diagramas ombrotérmicos de Santiago (33º latitud sur) y Panimávida (35º 46' latitud sur) mostrando las características típicas del clima mediterráneo y la variación que ellas experimentan de norte a sur (Di Castri y Hajek, 1976).*

el fuerte escurrimiento que arrastra material y que se debe a la vegetación abierta y a la precipitación concentrada en invierno, propia del clima mediterráneo (Miller *et al.*, 1977). (Figura 9.2).

Los suelos del Llano Central se han desarrollado sobre sedimentos derivados de erosión de las montañas, en tanto que los de los Andes se desarrollan sobre rocas andesíticas y sedimentos metamorfoseados, y los de la costa sobre rocas metamórficas y graníticas (Thrower y Bradbury, 1973). Estos suelos son, en general, pobremente desarrollados y delgados, especialmente en las exposiciones norte y, de texturas gruesas (Rundel, 1977) que varían desde franco arenosas a franco arcillosas. Los pH son neutros o ligeramente ácidos (6,0 a 7,3) haciéndose más ácidos a medida que aumenta la precipitación; estos suelos no presentan en general grandes deficiencias nutricionales, siendo sus concentraciones más altas que las de los suelos de otras regiones mediterráneas, como la de California (Miller *et al.*, 1977; Rundel, 1977).

La vegetación del tipo forestal esclerófilo es florísticamente muy rica (Parsons, 1976; Parsons y Moldenke, 1975), tanto en vegetación leñosa como herbácea (Tabla 9.2).

Tabla 9.2. – Número total de especies, géneros y familias de especies leñosas y herbáceas en sitios de estudios representativos de dos condiciones diferentes dentro del tipo forestal esclerófilo (Según Parsons y Moldenke, 1975).

Número de	Área costera (Papudo) 32°30' Vegetación leñosa/herbácea		Área de piedmont oriental (Santa Laura-La Dormida) 33°05' Vegetación leñosa/herbácea	
Especies	30	78	45	61
Géneros	25	63	35	50
Familias	17	33	24	31

Probablemente más rica y abundante aún puede ser la flora de la región costera entre los 33º y los 34°30' lat. sur, especialmente en arbustos.

2. **Estructura y dinámica**

Para referirse a este tema es preciso señalar que esta región de clima mediterráneo ha exhibido a lo largo de su historia, principalmente durante los siglos XIX y XX, es decir, durante el período de vida independiente de la nación chilena, una gran cantidad y variedad de impactos humanos y serios daños (Elizalde, 1970; Cunill, 1970; Fuentes y Hajek, 1979; Donoso, 1983). Naturalmente esta actividad e impactos humanos han producido deterioros y alteraciones de la vegetación tales que hacen difícil encontrar áreas naturales de rodales maduros. Además, esta región comprende alrededor del 30% de la superficie agrícola del país y el 70% de la población se concentra en ella (Fuentes y Hajek, 1979). Posiblemente la superficie cubierta por terreno agrícola ha aumentado en los últimos 20 años (1970-1990) debido al gran desarrollo de los cultivos de frutales en la Depresión Central donde se ubica el tipo forestal esclerófilo. Prácticamente toda el área ha experimentado una gran variedad de cambios que se iniciaron con sucesivas remociones de la vegetación en varios grados, que culminaron generalmente en pastoreo y sobrepastoreo de ganado caprino, ovino, vacuno y equino y el abandono de tierras agrícolas.

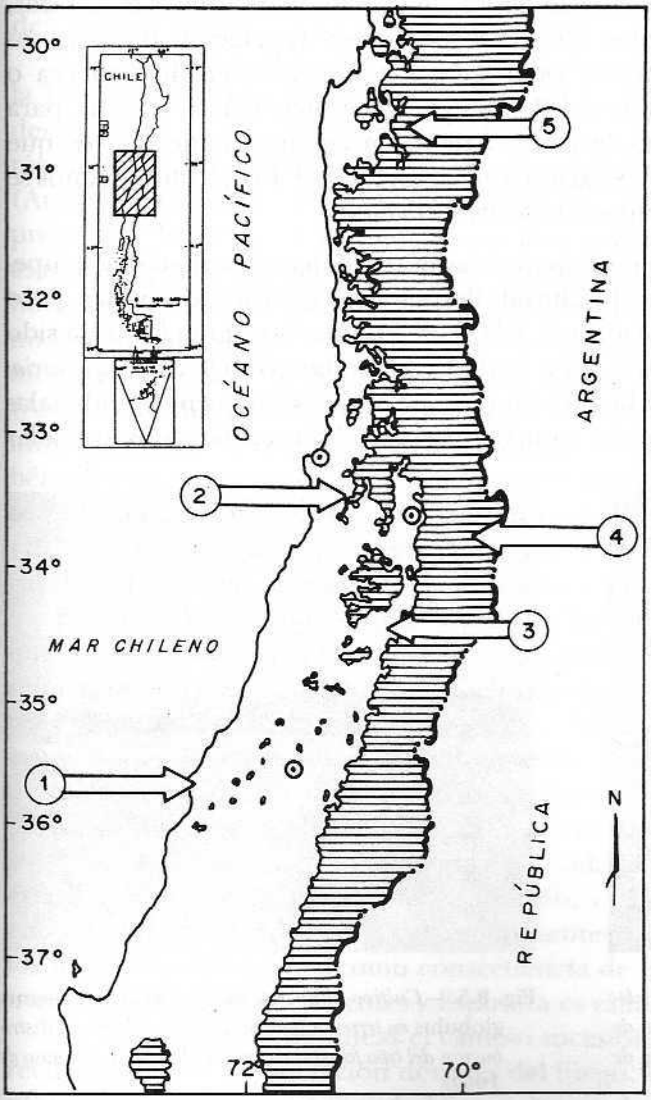


Figura 9.3. – *Mapa de subáreas geomorfológicas en la región mediterránea de Chile, referidas particularmente al tipo forestal esclerófilo. (Modificado de Fuentes y Hajek, 1979)*

1. Terrazas marinas costeras.
2. Cordillera de la Costa.
3. Depresión central.
4. Precordillera andina.
5. Norte chico.

Gran parte del área es montañosa y se encuentra por sobre los 600 m de altitud (Figura 9.3). Prácticamente todo el llamado "Norte Chico", en la parte septentrional del tipo forestal, se ubica en esas condiciones. Sólo se deben considerar como de clima mediterráneo las áreas que se encuentran bajo los 1.000 msnm. Por sobre ellas cambian las condiciones climáticas y el tipo de vegetación (Fuentes y Hajek, 1979).

Además del mencionado Norte Chico, Fuentes y Hajek (1979) distinguen otras cuatro subáreas geomorfológicas en esta región.

1. Las terrazas marinas costeras. Poseen precipitación relativamente alta y humedad alta, asociada esta última con neblinas matinales y con la corriente fría de Humboldt. La vegetación original consistió probablemente en arbustos esclerófilos mesofíticos con componentes progresivamente más esclerófilos hacia el norte. Durante el siglo XIX se cultivaron intensivamente con trigo, avena y legumbres, lo que derivó en muy fuertes grados de erosión. Gran parte de esas superficies erosionadas han sido cubiertas en los últimos 20 años con plantaciones de *Pinus radiata.*

2. La Cordillera de la Costa. Alcanza hasta los 800 a 1.000 metros como alturas máximas sobre el nivel del mar; tiene, por efectos de la altura, mayor humedad que las terrazas, especialmente en las laderas occidentales. Ello determina una vegetación de arbustos esclerófilos altos y árboles pequeños. Sobre esa vegetación mixta esclerófila arbórea o arborescente se ha desarrollado una actividad de tala para producir leña o carbón, para pastoreo de cabras y ovejas o incluso para agricultura de secano en pendientes suaves, que ha producido alteración y cambio en la vegetación y en su diversidad. En los últimos años se ha intensificado en esta Cordillera la plantación de *Pinus radiata.*

3. La precordillera andina. Posee condiciones parecidas pero de mayor sequedad y temperatura que la de la costa a la misma latitud y altitud. Por ello la vegetación es similar, pero más xerofítica. El deterioro de la vegetación por tala para ganadería y agricultura ha sido también similar. En estos sitios alterados se ha intentado reforestar con *Quillaja saponaria,* pero con muchas dificultades y fracasos. Hacia el sur en el presente se están efectuando talas y reforestaciones con *Pinus radiata,* así como con *Eucalyptus globulus* en terrenos agrícolas

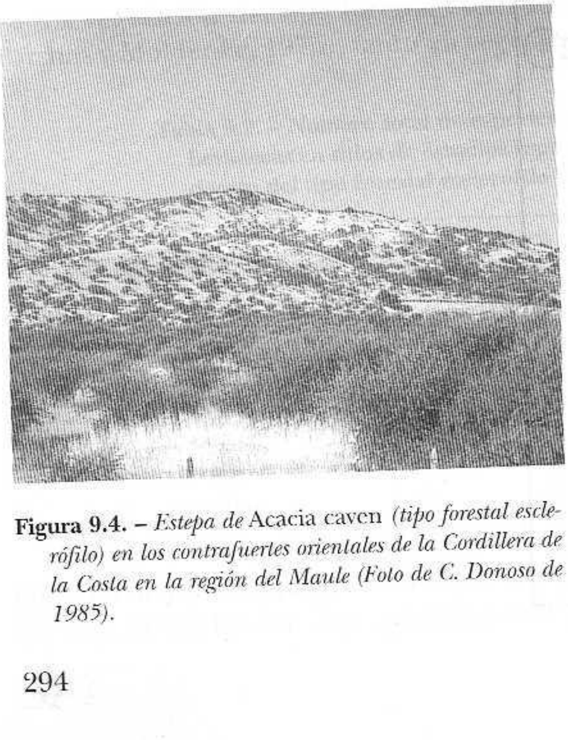


Figura 9.4. – *Estepa de* Acacia caven *(tipo forestal esclerófilo) en los contrafuertes orientales de la Cordillera de la Costa en la región del Maule (Foto de C. Donoso de 1985).*

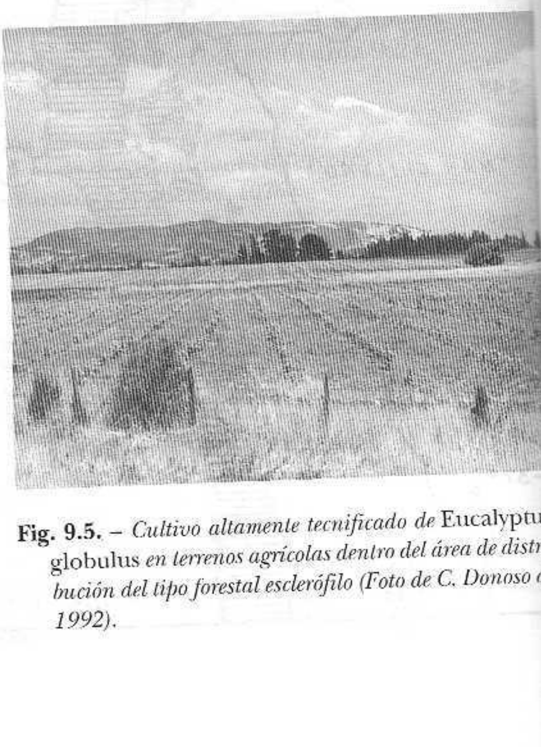


Fig. 9.5. – *Cultivo altamente tecnificado de* Eucalyptus globulus *en terrenos agrícolas dentro del área de distribución del tipo forestal esclerófilo (Foto de C. Donoso de 1992).*

planos. En estos sitios, así también como en el valle central, el cultivo de *Eucalyptus* se hace con surcado del suelo, fertilización, etc., para obtener cosechas para pulpa con rotaciones de alrededor de 8 años (Figura 9.5).

4. La Depresión Central. Es seca con vegetación rala de *Acacia caven* y algo de *Prosopis chilensis*, vegetación posiblemente indicadora de alteración de rodales esclerófilos mixtos originales más o menos arborescentes (Figura 9.4.).

Los valles de ríos que Fuentes y Hajek (1979) ubican en conjunto con el Valle Central, poseen una vegetación correspondiente a la llamada "bosques higrófilos de quebradas" en la tipología forestal, caracterizada por *Quillaja saponaria, Cryptocarya alba* y especies más mesófilas como *Drimys winteri, Beilschmiedia spp., Persea lingue* y otras que se hacen más comunes hacia el sur.

En este panorama de fuerte alteración de la vegetación, del suelo e incluso de la fauna, es difícil la realización de estudios de dinámica de la vegetación por métodos que no sean parcelas permanentes con exclusión de ganado e intervención humana. Sin embargo, algunos trabajos aportan elementos sobre el tema, especialmente en la parte septentrional del tipo forestal, cercana a Santiago de Chile.

Casi todos los trabajos resaltan el hecho que en otras cuatro regiones mediterráneas en la Tierra (California, Sudáfrica, sur de Australia y la Europa mediterránea) las especies han desarrollado estrategias adaptativas al fuego (germinación dependiente del fuego, rebrote rápido de tocones o raíces), que ha sido por largo tiempo un factor normal en esas regiones (Armesto y Gutiérrez, 1978; Armesto y Pickett, 1985). Se señala que los incendios naturales propios de las regiones mediterráneas, determinantes en la dinámica de la vegetación en esas áreas, parecen asociarse en Chile más bien con la presencia relativamente reciente del hombre, que data de alrededor de 11.000 años AP (Mooney, 1977). Sin embargo, a pesar de no haber tenido la presión de selección debida a fuegos periódicos, la vegetación de Chile mediterráneo es, de todos modos, capaz de recuperarse pronto después de los incendios (Altieri y Rodríguez, 1974; Araya y Ávila, 1981). Por su parte, Montenegro *et al.* (1983) indican que, por lo menos cuatro arbustos del tipo esclerófilo (matorral), poseen lignotubérculos que les permiten rebrotar después del fuego. Frente a esto cabe preguntarse cómo se produjo la evolución hacia esas estrategias sin la presión selectiva del fuego. Mooney (1977a, 1977b) sugiere que esa presión habría sido sustituida por heladas o sequías periódicas que determinaron la estrategia reproductiva de las especies.

Fuentes y Espinoza (1986) indican, por el contrario, que los incendios naturales fueron importantes durante la historia del tipo forestal esclerófilo y que, junto a las heladas y sequías periódicas, fueron un factor selectivo para la capacidad de rebrote y la permanencia del matorral. Según Fuentes y Espinoza (1986), los incendios fueron provocados por erupciones volcánicas que derivan de gran cantidad de volcanes activos que existieron en el último millón de años y por lo menos 20 volcanes de gran actividad entre los 33° y los 37° lat. sur desde hace 12.000 años AP, de los cuales nueve han tenido erupciones entre 1900 y 1980, con una frecuencia de una erupción cada diez años. Ya antes que llegara el hombre a esta región hubo incendios de vegetación, como lo demuestran los restos de carbón encontrados en Tagua-Tagua, correspondientes a 45.000 años AP (Heusser, 1983). Además los incendios de bosques como consecuencia de erupciones volcánicas recientes demuestran que la hipótesis de Fuentes y Espinoza es válida.

En las zonas mediterráneas el cambio sucesional está generalmente relacionado con la recuperación de la vegetación después del fuego. Esta recuperación consiste en autorremplazo de las especies propias de los estados maduros, o autosucesión (Hanes, 1971). Esta vegetación se autorremplaza rápidamente sin perder ni su identidad ni su riqueza florística, debido a los mecanismos adaptativos que han desarrollado las especies para resistir al fuego, rebrotar de los restos de raíces, o para dispersar sus semillas y germinar, inducidas por las altas temperaturas producidas por el fuego. En estas condiciones no se requiere preparación del sitio por pioneros después del incendio; en otras palabras, el mecanismo de facilitación del proceso sucesional no opera en estos casos (Armesto y Pickett, 1985).

Cuando el fuego no ocurre durante largo tiempo en estos ecosistemas, el cambio vegetacional opera muy lentamente, se produce estagnación, lo que puede deberse a inhibición del crecimiento de las plántulas de los árboles por los arbustos dominantes (Figura 9.6). También es posible que se produzca un mecanismo de tolerancia en que los arbustos envejecen y son incapaces de regenerar sin la ocurrencia del fuego, permitiendo un lento remplazo por árboles (Armesto y Pickett, 1985). La Figura 9.6 ilustra el camino seguido por la sucesión después del fuego en climas mediterráneos y los mecanismos posibles que en ella operan, según Armesto y Pickett (1985). Este esquema, según ellos, no operaría en el tipo esclerófilo de Chile, pero si se acepta la hipótesis de Fuentes y Espinoza (1986), sería posible que operase.

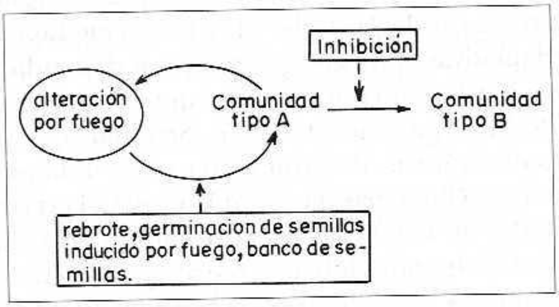

Inhibición
alteración por fuego
Comunidad tipo A
Comunidad tipo B
rebrote, germinacion de semillas inducido por fuego, banco de semillas.

Figura 9.6. – *Modelo de sucesión vegetacional en áreas del tipo mediterráneo sometidas a fuegos periódicos. La comunidad A está dominada por arbustos y la B por árboles (según Armesto y Pickett, 1975).*

Se puede postular entonces que una mezcla de ambas hipótesis es posible. En la Tabla 9.3 se muestra la composición de especies leñosas y su porcentaje de cobertura relativa en condiciones de hábitat xéricos y hábitat mésicos, correspondientes a exposiciones norte y sur, respectivamente y una condición de exposición norte después de un incendio.

En términos generales, esta vegetación corresponde a un bosque dominado por especies perennefolias en que se manifiestan claras diferencias determinadas por mayor o menor mesofitismo. La abundancia de *Cryptocarya alba* (Peumo) define con claridad la condición más mésica de la exposición sur, mientras que la alta cobertura relativa de *Lithraea caustica* (litre) y *Quillaja saponaria* (quillay), además de la presencia importante de especies como *Trevoa trinervis* (tebo), señalan una condición más seca propia de la exposición norte. Además, en la exposición norte aumentan las especies deciduas de verano como *Trevoa trinervis, Satureja gilliesii, Podanthus mitique* y *Mutisia sp.*

Después de 7 años de producido un incendio en una exposición norte surgen individuos por rebrote de *Lithraea caustica* y *Quillaja saponaria.* Por otro lado, la habilitación de un área abierta facilita la invasión de especies deciduas de verano y áfilas *(Retanilla ephedra y Colletia spinosisima)*, especies xerófilas propias de zonas más desérticas del norte (Armesto y Gutiérrez, 1978). La invasión por rebrotes de tocón puede interpretarse como una estrategia

Tabla 9.3. – Porcentaje de cobertura relativa de la vegetación en hábitat xéricos (N) y mésicos (S), y después de un incendio en exposición norte en el tipo esclerófilo al noroeste de Santiago.

Especie	Exp. sur	Exp. norte	Después del fuego
Quillaja saponaria	8,50	18,31	5,94
Lithraea caustica	20,71	35,76	21,69
Baccharis sp.	0,30	2,66	—
Gutierrezia paniculata	—	0,44	—
Happlopapus sp.	—	0,40	—
Cryptocarya alba	35,71	4,30	3,09
Schinus poligamus	4,02	—	0,59
Eupatorium salvia	10,32	—	—
Ribes punctatum	2,22	—	—
Trevoa trinervis	—	11,10	—
Satureja gilliesii	7,19	19,27	1,27
Podanthus mitique	—	6,09	—
Mutisia sp.	—	1,67	—
Colliguaya odorifera	0,31	—	30,41
Retanilla ephedra	10,41	—	31,46
Collettia spinosisima	0,31	—	3,00
Puya berteroana	—	—	2,16

Fuente: Armesto y Gutiérrez (1978).

relacionada con adaptación a los incendios, mientras que la invasión por especies de condiciones más xerófitas del norte parece ser una reacción a una historia de continuas intervenciones humanas que abren espacio, facilitando la colonización por esas especies.

En las exposiciones norte es frecuente encontrar también *Kegeneckia oblonga* (Bollén), *Escallonia pulverulenta* (Corontillo), e incluso *Maytenus boaria* y en las partes más bajas *Acacia caven* (Espino) (Figura 9.7) (Schlegel, 1966; Rundel y Weisser, 1975). En sectores más áridos se introducen también especies de cactáceas *(Trichocereus chilensis)* y Bromeliáceas (*Puya spp.*). En las exposiciones sur dominan en las áreas costeras *Cryptocarya alba, Beilschmiedia miersii* (Belloto del norte), *Peumus boldus* (Boldo), *Azara spp.* (Lilén), dejando espacios cuando no hay alteración, debido probablemente a efectos alelopáticos de algunas especies (Rundel y Weisser, 1974) (Figura 9.7). En áreas de buena cobertura, con *Cryptocarya alba* como dominante se alcanza hasta 700 árboles por hectárea, con Dap promedio de 26 cm que cubren un área basal de 46 m^2 (Donoso, 1981b). Si hay alteraciones en las exposiciones sur, la vegetación secundaria estará dominada por *Acacia caven, Sophora macrocarpa* (Mayo), *Trevoa trinervis* y *Lobelia salicifolia* (Rundel y Weisser, 1975).

En definitiva, la actividad humana, incluyendo al fuego en ella, provoca las modificaciones que inician la sucesión.

Armesto y Pickett (1985) analizan el proceso sucesional observado en terrenos abandonados, cercanos a Santiago de Chile, que habían sido ocupados para agricultura y ganadería, ubicados en la Depresión Central y bajo los 400 m en la Cordillera de la Costa. Ellos

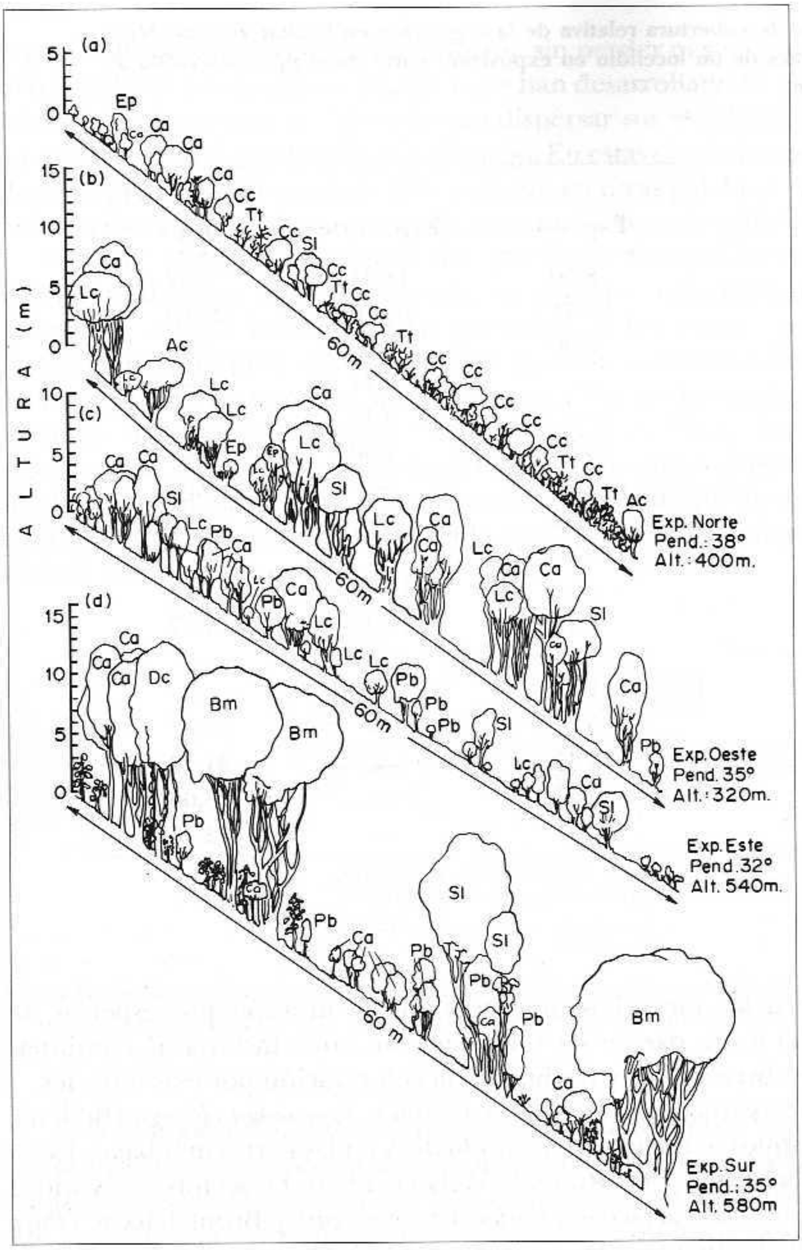

(a)
(b)
(c)
(d)
A L T U R A (m)
0
5
10
15
60 m
Ep
Ca
Cc
Tt
Sl
Lc
Ac
Pb
Dc
Bm
Exp. Norte
Pend.: 38°
Alt.: 400m.
Exp. Oeste
Pend. 35°
Alt.: 320m.
Exp. Este
Pend. 32°
Alt. 540m.
Exp. Sur
Pend.: 35°
Alt. 580m

Figura 9.7. – *Perfiles correspondientes a diferentes exposiciones norte y sur dentro del subtipo rodales mixtos de especies arbóreas esclerófilas en su área norte (De Armesto y Gutiérrez, 1978).*

Ep = Escallonia pulverule
Ca = Cryptocarya alba.
Cc = Colletia spinosa.
Tt = Trevoa trinervis.
Sl = Schinus latifolius.
Lc = Lithraea caustica.
Ac = Acacia caven.
Pb = Peumus boldus.
Dc = Dasyphyllum excelsu
Bm = Beilschmiedia miers

reconocen una primera etapa de pioneros que se identifican por las siguientes características:

— Forman usualmente rodales monoespecíficos o de baja densidad.
— Son de amplia distribución en las tierras abandonadas señaladas.
— Son capaces de tolerar condiciones xéricas que caracterizan a estos sitios abiertos.
— Poseen una alta producción y amplia diseminación de semillas.

El grupo de especies leñosas con estas características, identificados por Armesto y Pickett (1985) es reducido (Tabla 9.4). El primero de ellos, *Acacia caven* (Espino), es un arbusto o árbol pequeño semideciduo, de amplia distribución en la región mediterránea en la Depre-

Tabla 9.4. – Arbustos y árboles del tipo forestal esclerófilo asociados con diferentes etapas sucesionales y sus agentes diseminadores.

Especies	Agente de diseminación
Pioneros	
Acacia caven (Leguminosae)	Ganado
Gutierrezia paniculata (Compositae)	Viento
Baccharis spp. (Compositae)	Viento
Sucesionales intermedias	
Muehlenbeckia hastulata (Polygonaceae)	Aves
Lithraea caustica (Anacardiaceae)	Aves, mamíferos
Sucesionales finales o tardías*	
Quillaja saponaria (Rosaceae)	Viento
Maytenus boaria (Celastraceae)	Aves
Peumus boldus (Monimiaceae)	Aves
Schinus latifolius (Anacardiaceae)	Aves
Cryptocarya alba (Lauraceae)	Aves, mamíferos
Luna chequen (Myrtaceae)	Aves
Myrceugenia obtusa (Myrtaceae)	Aves
Beilschmiedia miersii (Lauraceae)	Mamíferos

Fuente: Armesto y Pickett (1985).

* El orden refleja la posición aproximada de las especies a lo largo de un gradiente desde xérico a mésico.

sión Central y laderas interiores bajas, áreas donde se encuentra generalmente en rodales monoespecíficos (Gutiérrez y Fuentes, 1979; Gutiérrez y Armesto, 1981a), sobre planicies o pendientes suaves donde el bosque esclerófilo original fue talado o raleado y alterado en forma severa y permanente por pastoreo. El mismo ganado vacuno y equino, que come los frutos del Espino, se ha constituido en el principal agente diseminador que ha facilitado la colonización por esa especie (Gutiérrez y Armesto, 1981).

Una vez que las semillas del Espino germinan en áreas abiertas su sobrevivencia es favorecida por su espinosidad que la protege del ganado y por su resistencia a la sequía (Aljaro *et al.*, 1972). Si no se excluye el ganado del área, el espinal se mantiene en ella y no se desarrollan otros tipos de vegetación (Fuentes y Hajek, 1979).

Si el área abandonada no es muy pastoreada, actúan como pioneras especies anemócoras que germinan en gran cantidad en áreas abiertas, como son *Baccharis spp.* y *Gutierrezia paniculata* (Tabla 9.4). Estas especies sobreviven en el lugar, pues son aparentemente muy resistentes a la sequía; por otra parte, son capaces de evitar ser dañadas por los animales herbívoros porque poseen tricomas glandulares en sus hojas (Aljaro *et al.*, 1984). Este proceso sucesional se aprecia bien en la Figura 9.8.

Las áreas invadidas por espino y luego excluidas de ganado, o aquellas invadidas por *Baccharis* y *Gutierrezia*, pueden ser, a su vez invadidas por *Muehlenbeckia hastulata* (quilo) o por *Lithraea caustica* (litre), a través de diseminación por aves o mamíferos (zorros).

Después de talas de estas áreas, la recolonización ocurre por un proceso de difusión lenta desde las áreas contiguas sin alteración, derivada de las semillas no diseminadas por los pájaros, que sólo es importante alrededor de los puntos de parada, o "perchas" de las aves.

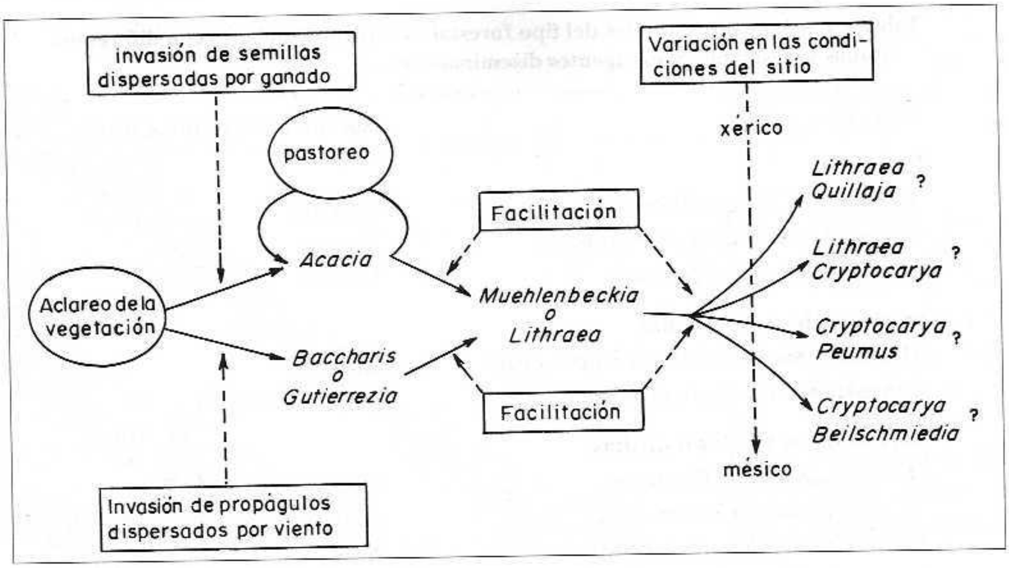

invasión de semillas dispersadas por ganado
pastoreo
Aclareo de la vegetación
Acacia
Baccharis
o
Gutierrezia
Facilitación
Muehlenbeckia
o
Lithraea
Facilitación
Variación en las condiciones del sitio
xérico
Lithraea
Quillaja
?
Lithraea
Cryptocarya
?
Cryptocarya
Peumus
?
Cryptocarya
Beilschmiedia
?
mésico
Invasión de propágulos dispersados por viento

Figura 9.8. – *Modelo simplificado de sucesión en el tipo forestal esclerófilo según Armesto y Pickett (1985). Léase explicación en el texto.*

Las pequeñas plántulas de litre y quilo sobreviven al medio gracias a la plasticidad de Litre en cuanto al rango de humedad en el suelo (Martínez y Armesto 1983, véase Capítulo I) y especialmente por la protección que obtienen al establecerse bajo los arbustos viejos que les sirven de nodrizas. Mediante esta estrategia, las plántulas se protegen de la sequía de verano y de los herbívoros, especialmente en los sitios secos en que los conejos son más numerosos (Fuentes *et al.*, 1986). Fuentes *et al.* (1983) sugieren que el ratón de campo *(Octodon degu)* es una causa de mortalidad de plántulas sólo alrededor de sus madrigueras, en un radio de 5 m, en tanto que el asilvestrado conejo *(Oryctolagus cuniculus)* tiene un impacto mucho mayor que el del degu y podría estar alterando el proceso de sucesión secundaria, conduciendo la composición del matorral hacia arbustos menos palatables, o aumentando el espaciamiento entre arbustos, tanto en situaciones maduras como sucesionales.

El ganado doméstico por supuesto disminuye más aún la posibilidad de recuperación de los claros. Por otra parte, en la medida que los arbustos de espino, litre y quilo crecen, facilitan más la sobrevivencia de otras especies, como *Quillaja saponaria* en sectores más secos y *Cryptocarya alba, Peumus boldus* o *Beilschmiedia miersii* en sectores más mésicos a más húmedos. Estas mismas plantas facilitan aún más la sobrevivencia de plántulas en el verano, función que no logran cumplir rocas o ramas botadas (Armesto y Pickett, 1985; Fuentes *et al.*, 1986). El quilo tiende a desaparecer a medida que avanza la sucesión, en tanto que el litre permanece alcanzando tamaño arbóreo importante, especialmente en los sectores más xéricos (Armesto y Pickett, 1985) (Figura 9.7).

La velocidad del proceso de recolonización es mayor en sectores más húmedos, con más lluvias, que en aquellos secos, siendo la causa de ello la desecación y el efecto de los conejos (Fuentes *et al.*, 1986). De acuerdo con Fuentes *et al.* (1984, 1986), el matorral esclerófilo tiene la estructura horizontal correspondiente a una matriz continua de arbustos (sitios húmedos) y de manchones o bosquetes multiespecíficos de arbustos (sitios secos). Fuentes *et al.* (1986) postulan que la vegetación agrupada o en manchones propia de los sectores xéricos del esclerófilo y la vegetación continua de los sectores más húmedos, no son estáticas y proponen un proceso dinámico diferente para cada uno de ellos. De este modo algunos de los manchones o agrupaciones que se ven en áreas secas podrían ser parte de un proceso de recuperación como el que se muestra en la Figura 9.9a). Muchas incertidumbres relacionadas con la mayor o menor densidad de herbívoros y con los mecanismos de mantención de la vegetación y de sobrevivencia a la desecación, se mantienen para estas situaciones. En los sitios húmedos el proceso de recuperación es parecido, aun cuando la comunidad final es, en este caso, un bosque esclerófilo continuo, variable según el nivel de humedad. Es difícil definir aquí cuáles áreas fueron taladas o raleadas en el pasado y cuáles corresponden a bosques no intervenidos previamente (Fuentes *et al.*, 1986) (Figura 9.9b).

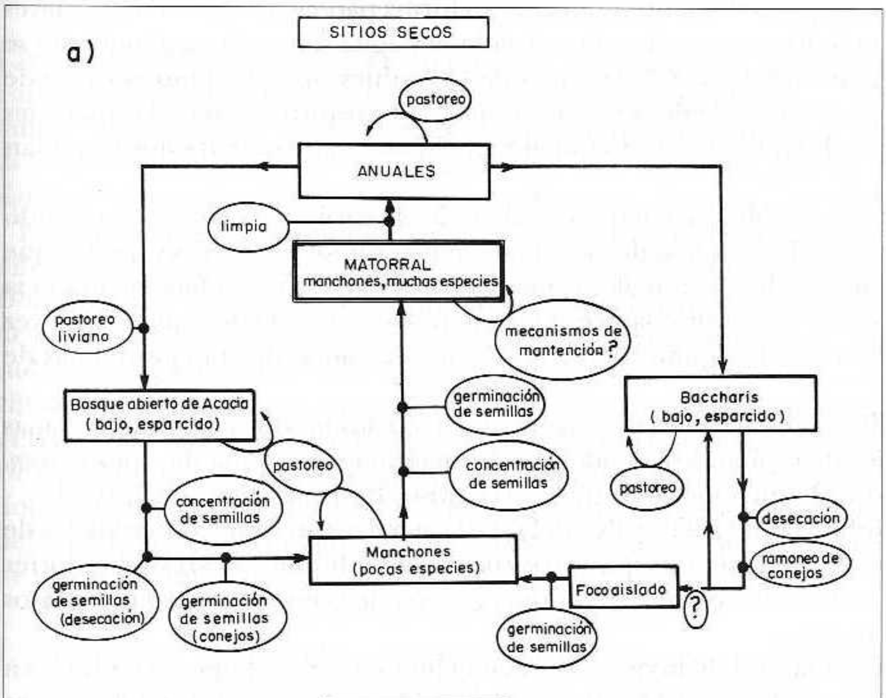

a)
SITIOS SECOS
pastoreo
ANUALES
limpia
MATORRAL manchones, muchas especies
mecanismos de mantención ?
pastoreo liviano
Bosque abierto de Acacia (bajo, esparcido)
germinación de semillas
Baccharis (bajo, esparcido)
pastoreo
concentración de semillas
pastoreo
concentración de semillas
desecación
Manchones (pocas especies)
ramoneo de conejos
Foco aislado
?
germinación de semillas (desecación)
germinación de semillas (conejos)
germinación de semillas
b)
SITIOS HUMEDOS
pastoreo
ANUALES
limpia
MATORRAL (dosel contínuo)
mecanismos de mantención
pastoreo liviano
coalescencia
Bosque abierto de Acacia (denso, alto)
pastoreo
Baccharis (denso, alto)
pastoreo
concentración de semillas
pastoreo
concentracion de semillas
MATORRAL (matriz suelta)
germinación de semillas (desecación, conejos)
germinación de semillas (desecación)
germinación de semillas (conejos)

Figura 9.9. – *Modelos del proceso sucesional en áreas secas* (a) *y húmedas* (b) *del tipo forestal esclerófilo. Los óvalos corresponden a procesos y las líneas con flechas a transiciones. El cuadrado con línea doble, cerca del centro, corresponde al punto de partida desde la etapa sucesional final, que después de la tala conduce a una invasión por anuales. Desde aquí, la vegetación puede mantenerse así, por pastoreo intenso o cambiar hacia otra vegetación según si no hay pastoreo* (Baccharis), *o éste es suave* (Acacia). *Las transiciones que continúan varían en función de mayor sequedad* (a) *o humedad* (b). *(De Fuentes et al.,* 1986).

Al norte de Santiago aparecen con frecuencia individuos de la especie *Prosopis chilensis* (Algarrobo). Se tienen referencias que durante la Colonia estas tierras estaban cubiertas por algarrobales y no por espinales como ocurre hoy día, en que *Acacia caven* (espino) domina con individuos dispersos de algarrobo. La práctica común con esta vegetación ha sido la corta de estas especies para combustible; pero ambas se mantienen porque tienen buena capacidad de rebrote. Otra práctica común ha sido la corta de todos los espinos, dejando en pie los algarrobos para sombra del ganado en las áreas planas. Después de la tala, la tierra es arada y se siembra trigo durante un año, dejando el lugar para pastoreo durante los siguientes 8 a 10 años. Este procedimiento se efectúa en forma parecida en los lomajes suaves aledaños a los planos, mientras que en los sitios donde hay agua subterránea abundante se establecen viñedos (Fuentes *et al.*, 1989). Después de la aradura sólo el espino es capaz de rebrotar desde las raíces, lo que puede ser una causa de la transformación de las planicies desde bosques de algarrobo que habían dominado en el pasado, a espinales que dominan hoy.

Por otra parte, las vacas y cabras comen las semillas de algarrobo y espino, favoreciendo el proceso de germinación. Pero la tasa de germinación de espino es 25 veces superior que la de algarrobo en presencia de los animales (Fuentes *et al.*, 1989). En cambio, en ausencia de ellos, la germinación de algarrobo parece ser mucho mayor que la de espino. Una vez establecidas las plántulas, las de espino sobreviven mejor el ataque de conejos que las de algarrobo.

A través de estas diferentes acciones de origen antrópico, los bosques de algarrobo más sensitivos a ellos que los de espino, se han ido transformando en la savana de *Acacia caven*, constituyendo una forma de sucesión retrogresiva (Donoso, 1981b; Fuentes *et al.*, 1989).

Algunos autores como Mann (1968) y Rundel (1981) señalan que estas comunidades de algarrobo y espino son clímax, mientras que otros como Schmithüsen (1956) y Oberdorfer (1960), sugieren que se trata de degradación o retrogresión de bosques esclerófilos mixtos que dominaban en el pasado.

Antecedentes sobre dinámica de la vegetación en el límite norte del tipo esclerófilo, en condiciones de extremo xerofitismo y bajo fuerte presión de pastoreo y cosecha de leña se encuentran en Rosenmann (1983) y Vita (1989).

CAPÍTULO X

ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LOS BOSQUES DOMINADOS POR LAS ESPECIES DE NOTHOFAGUS

1. Introducción

Las especies del género *Nothofagus* como tales suman nueve en Sudamérica. A ellas se agrega con frecuencia *Nothofagus leoni,* que en realidad es un híbrido y le correspondería por lo tanto el nombre *Nothofagus glauca* X *obliqua* (Donoso y Landrum, 1976, 1979a), y podrían, del mismo modo, agregarse *N. obliqua* X *alpina* (Donoso *et al.*, 1990a), *N. dombeyi* X *nitida, N. dombeyi* X *betuloides* y *N. nitida* X *betuloides* (Donoso y Atienza 1983, Donoso y Atienza 1984).

Estas especies y sus híbridos, así como las variantes existentes en ellas por efectos de diferenciación genecológica, clinal o ecotípica (Donoso, 1979 b y c; Ramírez *et al.*, 1985; Donoso, 1987) constituyen elementos florísticos participantes en las comunidades forestales desde el paralelo 33º hasta el 56º latitud sur correspondientes a los bosques templados sudamericanos (Figura 1.12, Capítulo I), es decir, se ubican en la zona mesomórfica o de clima mediterráneo, así como en la hidromórfica de clima templado-lluvioso y frío-lluvioso, y en las áreas ecotonales, o con degeneración esteparia que limitan con la estepa patagónica. De los 12 tipos forestales definidos para Chile, en 10 los *Nothofagus* son especies importantes, dominantes o codominantes, y en 4 dan sus nombres al tipo forestal. Los bosques templados del sector argentino tienen a algún *Nothofagus* como componente principal o importante de su estructura (Donoso, 1981b).

Los tipos forestales dominados por Nothofagus son:

1. *Roble-Hualo,* constituido principalmente por las especies *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus glauca,* pero que presenta además en su composición o en su área de distribución a *Nothofagus alpina* (= procera), *Nothofagus dombeyi, Nothofagus pumilio, Nothofagus antarctica, Nothofagus alessandrii* y a los híbridos *Nothofagus leoni* y *Nothofagus obliqua* X *alpina.* Además, *Nothofagus obliqua* presenta una diferenciación genecológica notable.
2. *Roble-Raulí-Coigüe,* constituido fundamentalmente por alguna de las tres especies indicadas o alguna combinación de ellas: *Nothofagus obliqua, Nothofagus alpina* (= procera) y *Nothofagus dombeyi.* En este tipo se encuentra también el híbrido *Nothofagus obliqua* X *alpina.*
3. *Coigüe-Raulí-Tepa,* que posee entre sus componentes fundamentales a *Nothofagus dombeyi* y a *Nothofagus alpina.* Eventualmente en las zonas de contacto o ecotonales puede encontrarse *Nothofagus obliqua* y el híbrido *Nothofagus obliqua* X *alpina* en las áreas más bajas, y *Nothofagus pumilio* en las más altas. En bolsones de frío en las latitudes medias a altas, se encuentra *Nothofagus antarctica.*
4. *Lenga,* constituido por *Nothofagus pumilio* y *Nothofagus antarctica.* En áreas limítrofes o ecotonales se encuentra *Nothofagus dombeyi* o *Nothofagus betuloides,* e incluso *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus alpina* en forma muy marginal.
5. *Coigüe de Magallanes,* constituido por *Nothofagus betuloides* y que puede presentar en su límite norte ejemplares de *Nothofagus nitida,* e incluso de *Nothofagus dombeyi,* a híbridos de las tres especies y, en las zonas ecotonales en su distribución austral, *Nothofagus pumilio. Nothofagus antarctica* también es un elemento presente en el tipo forestal.

2. Tipo forestal Roble-Hualo

En la mayor parte de la literatura se hace referencia en forma generalizada, a bosques deciduos o caducifolios de *Nothofagus* (Schmithusen, 1964; Hueck, 1978). Otros autores entregan una imagen distorsionada de la distribución de *Nothofagus glauca* (Hualo) (Mc Queen, 1976), mientras que Pisano (1954) y Fuenzalida (1965) identifican un "bosque transicional o maulino" dentro de la zona mesomórfica, ubicado entre las latitudes 34°35' y 37°20' en la Cordillera de la Costa en que aparece la especie *Nothofagus glauca.* Resulta curioso constatar que, aun cuando es ubicado en la Cordillera de los Andes por algunos botánicos (Bernath, 1940; Muñoz, 1960) no se encuentran referencias claras que destaquen la existencia de bosques importantes de *Nothofagus glauca* en la Cordillera Andina, hasta el trabajo de tesis realizado por Donoso (1972) y publicado en parte por el mismo autor (1975a) y continuado por tesis y trabajos posteriores (Pimstein, 1974; Mollenhauer, 1975; Urzúa, 1975; Ibarra y Mourgues, 1976; Barasorda, 1977; Donoso, 1978: Puente *et al.*, 1978, Ibarra y Peralta, 1980; Donoso, 1988). La tipología forestal de Chile (Donoso, 1981b), formaliza la ocurrencia de bosques de *Nothofagus glauca,* mediante la denominación de esos bosques con el nombre de tipo forestal Roble-Hualo.

Este tipo forestal queda definido por el límite sur de la distribución de la especie *Nothofagus glauca,* que se ubica en la ribera norte de los ríos Ñuble por el sector andino, e Itata por el sector costero, y por el límite norte de la distribución de la especie *Nothofagus obliqua,* ubicado en los cerros El Roble y La Campana, entre Santiago y Valparaíso por la Cordillera de la Costa y en la latitud 34°50' de la Cordillera andina de Colchagua (Donoso, 1975a, 1981b, 1982) (Figura 9.1). Entre esas latitudes el tipo forestal se ubica en ambas cordilleras, siempre dentro del clima mediterráneo, o bajo su influencia cuando crece por

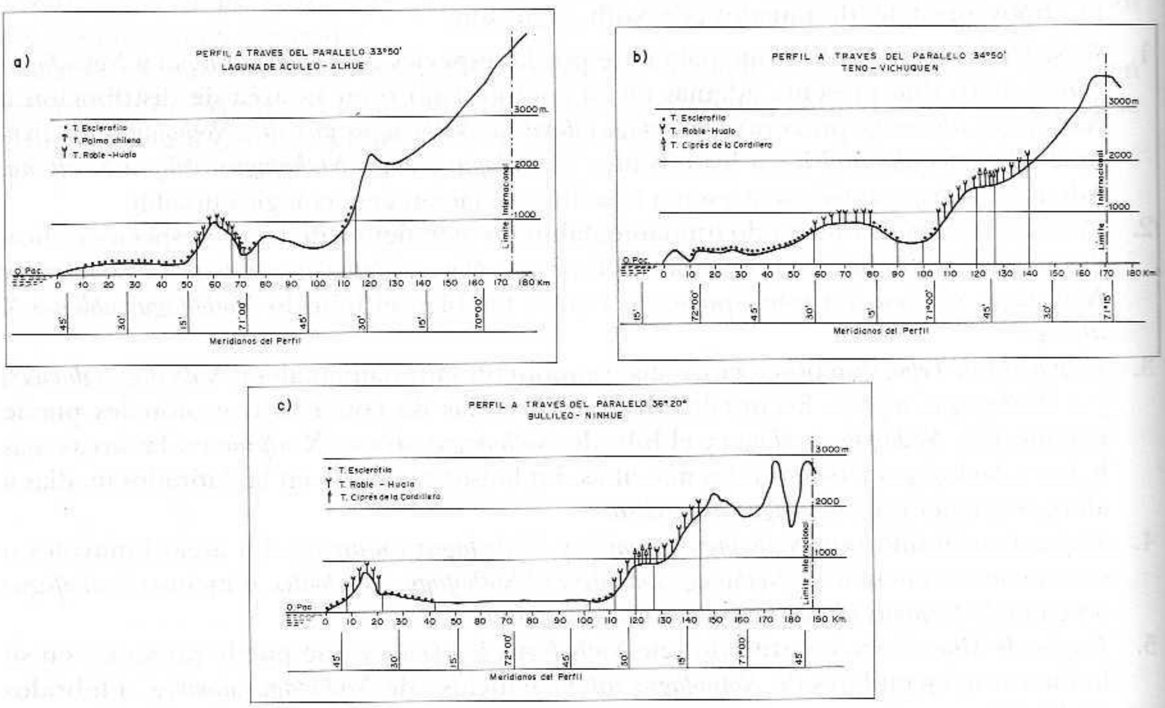


Figura 10.1. – *Perfiles transversales en la región mediterránea de Chile, en los paralelos 33°50' (a), 34°50' (b) y 36°20' (c), donde se observa la ubicación altitudinal de los tipos forestales y sus límites o áreas de contacto entre ellos (Donoso, 1981b).*

encima de los 1.000 msnm. Salvo en los límites altitudinales de su distribución, donde la vegetación arbórea termina, y en los sitios donde se encuentra con el tipo forestal Ciprés de la Cordillera, el tipo Roble-Hualo limita en toda su latitud con el tipo forestal esclerófilo al descender por las laderas de los cerros. Estos límites ocurren a mayor altitud en las latitudes septentrionales y descienden hacia las meridionales (Figura 10.1).

Las altitudes menores en la precordillera de los Andes dentro del área de este tipo han sido transformadas en campos agrícolas en conjunto con el tipo forestal esclerófilo. En los últimos 7 años (1984-1991) se ha producido también una destrucción de estos bosques por efectos de tala y sustitución por plantaciones de *Pinus radiata* y hoy día también de *Eucalyptus globulus.* En la Cordillera de la Costa, al sur del río Mataquito, prácticamente todo el bosque nativo ha sido talado y sustituido por plantaciones de *Pinus radiata.* Salvo por algunos rodales que han sobrevivido, como excepción, bosques de *Nothofagus glauca* en esta área se observan sólo como renovales que brotan desde los tocones rápidamente después de las talas de las plantaciones de *Pinus radiata* (Figura 10.2).

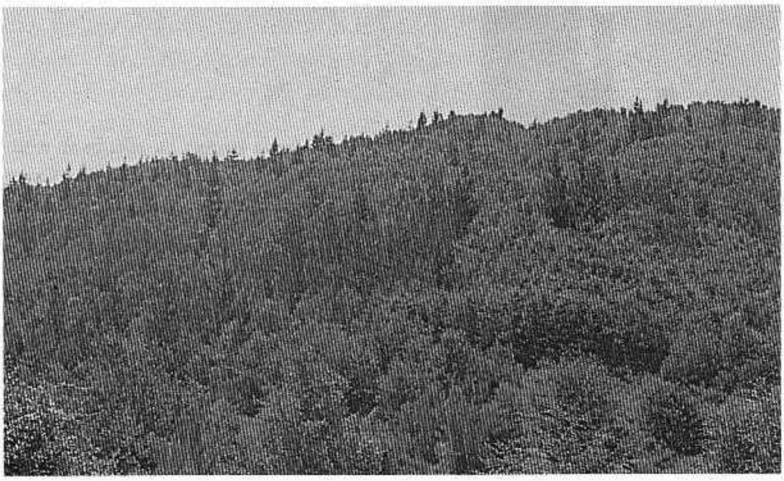


Figura 10.2. – *Renovales de tocón de* Nothofagus glauca *desarrollados después de la cosecha de plantaciones de* Pinus radiata *en la costa de la región del Maule (Fotografía tomada por el autor en 1979).*

Las clasificaciones de la vegetación que constituyen este tipo forestal se encuentran en la tipología forestal chilena (Donoso, 1981b) y en una reseña ecológica de los bosques mediterráneos de Chile (Donoso, 1982) (Tabla 10.1).

Las comunidades forestales señaladas como subtipos del tipo forestal Roble-Hualo han adquirido la particularidad de constituirse en comunidades discretas, con presencia de ecotonos relativamente estrechos entre ellas y con los otros tipos forestales con que se ponen en contacto. Este hecho tiene su causa probablemente en la historia de desplazamientos de la vegetación en el área y en la condición climática de mediterraneidad, que determina fuertes contrastes entre exposiciones y altitudes diferentes, así como un marcado efecto de biombo climático y sombra de lluvia de las cordilleras. Por esta razón cualquier estudio de estructura y dinámica de la vegetación se debe hacer en forma separada en cada tipo de comunidad, ya que los resultados y conclusiones obtenidos en una de ellas no son válidos para las demás. Este aspecto no es tan estricto en otros tipos forestales en que las comunidades discretas son excepciones y la vegetación está generalmente constituida por un continuum de comunidades.

Tabla 10.1. – Clasificación de la vegetación que conforma el tipo forestal Roble-Hualo según la tipología y según un criterio ecológico.

Según tipología forestal de Chile (Donoso, 1981b)	Según el criterio ecológico de Müeller-Dombois y Ellenberg (1969), (Donoso, 1982)
a) Bosquetes costeros septentrionales de Roble o Hualo. b) Bosques andinos de Roble de altura. c) Bosques de Hualo. d) Bosquetes de Ruil. e) Bosques higrófilos de quebradas.	II. Bosques principalmente deciduos o caducifolios. Bosques latifoliados caducifolios con lluvias invernales y sequía estival pronunciada. 1. Bosquetes costeros de altura de *Nothofagus obliqua y N. glauca.* 2. Bosques andinos de altura de *Nothofagus obliqua.* 3. Bosques de *Nothofagus glauca.* 4. Bosquetes de *Nothofagus alessandrii.* 5. Bosques de *Nothofagus alpina-Nothofagus obliqua.*

Bosquetes costeros septentrionales de Roble-Hualo

Los bosquetes costeros septentrionales de *Nothofagus obliqua* y *Nothofagus glauca* pueden considerarse como relictos que quedaron como consecuencia del desplazamiento del frente polar y con él, de la vegetación higrófila, 5 a 7 grados hacia el norte durante la última glaciación, y su retirada nuevamente hacia el sur, derivada de un proceso de desecación y aumento de temperatura en el clima (Rundel, 1981; Heusser, 1983; Cassasa, 1986; Pérez y Villagrán, 1985).

Supuestamente *N. obliqua* y con seguridad *N. glauca,* tenían una distribución continua en esta área costera y, al tornarse más árido el clima, ambas especies quedaron relegadas a las cumbres de los cerros, donde el microclima es más húmedo y donde las especies esclerófilas están ausentes (Cassasa 1986). Este es el caso de los bosquetes del Cerro El Roble y Cerro La Campana y Lampa, ubicados entre los 850 y los 2.220 msnm, y de los Altos de Cantillana, que se ubican a altitudes de 1.480 a 1.900 m en las partes altas, pero que descienden hasta 400 m aproximadamente hacia el predio Loncha en la vertiente occidental de la Cordillera de la Costa (Donoso, 1975a, 1982) (Figuras 9.1 y 10.1a).

Hacia el sur de la latitud de Altos de Cantillana disminuye la altura de los cerros, y en las cumbres, que nunca superan los 900 m, se desarrollan pequeños bosquetes, o grupos de árboles de *N. glauca,* en pendientes fuertes y rocosas, mientras que en las laderas contiguas de exposición sur y en quebradas profundas que desembocan en las playas, crecen grupos de árboles o árboles aislados de *N. obliqua* (Donoso, 1975a, 1982; Cassasa, 1986).

Respecto del subtipo bosquetes septentrionales de Roble-Hualo, sólo se han realizado estudios de estructura y de dinámica en los bosques más septentrionales de *Nothofagus obliqua* que son los que ocupan superficies más extensas. Los bosques más septentrionales son aquellos ubicados en los cerros La Campana, El Roble y La Campanita, que se desarrollan en exposiciones sur y sureste entre los 850 m y los 2.220 msnm (Cerro El Roble) (Rundel y Weisser, 1975). Se ha señalado que estos rodales corresponderían a relictos originados por desplazamiento hacia el sur de la vegetación higrófila que había cubierto estas regiones durante la última glaciación. La subsistencia de ellos se debería a condiciones microclimáticas particulares, de lo que se podría inferir que alteraciones ocurridas en estos bosques tendrían un drástico efecto sobre su regeneración (Gollowash *et al.*, 1982). Estos bosques fueron severamente madereados en el pasado (Rundel y Weisser, 1975) y con posterioridad se ha mantenido la corta para obtención de leña y carbón, razón por la cual hoy constituyen renovales con algunos árboles viejos que han quedado y que pueden alcanzar hasta 80 cm de Dap y 15 m de altura (Rundel y Weisser, 1975) (Figura 10.3).

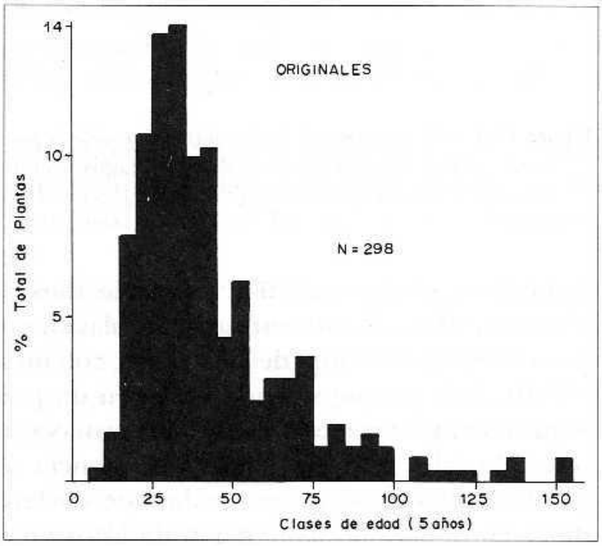


Figura 10.3. – *Estructura de edades, en rangos de edad de 5 años, de los rodales originales de* Nothofagus obliqua *de Cerro El Roble (33°07' Lat. sur, 71°00' Long. oeste) en la Cordillera de la Costa (Según Gollowash et al., 1982).*

El histograma de distribución de edades de la Figura 10.3 muestra una curva normal que, a partir de los 30 años tiene forma de J inversa, lo que estaría indicando que la regeneración no ha tenido éxito en los últimos años, manteniéndose la población en un estado de desarrollo estacionario (Gollowash *et al.*, 1982). Por otra parte, no se encuentran plántulas (Donoso, 1972; Gollowash *et al.*, 1982; Cassasa, 1986), lo que sugiere que podría tratarse de un efecto de cambios climáticos recientes hacia la aridez, acelerado por la alteración antrópica (Gollowash *et al.*, 1982). Se sugiere también que la falla de la regeneración natural se debe en algunos casos a la falta de semillas debido a la juventud y permanente tala de los vástagos de tocón que forman rodales coetáneos de monte bajo, y cuando las hay en los árboles adultos que quedan en pie, a fallas en la germinación y establecimiento posterior, debido a condiciones medioambientales que lo impiden (Donoso, 1982). Los árboles adultos producen semillas en abundancia y con buena capacidad germinativa y generalmente cada dos o tres años (Donoso, 1975, 1979 a y b). En definitiva la situación actual de estos bosquetes permite presumir que si se mantiene la corta e intervención humana, se perderá el potencial regenerativo de los tocones y el bosque de *Nothofagus* será invadido y reemplazado por los esclerófilos circundantes (Donoso, 1972, 1981b, 1982).

En las quebradas costeras, donde quedan individuos remanentes o bosquetes pequeños de *N. obliqua,* tampoco se encuentra regeneración, al parecer desde hace muchos años. Los árboles son muy viejos y los más jóvenes se han reproducido vegetativamente (Cassasa, 1986). Esto sugiere que se trata de individuos relictivos que probablemente terminarán por desaparecer naturalmente.

Los bosques de Altos de Cantillana tienen una distribución de clases de Dap de las poblaciones de *N. obliqua,* que es acampanada, pero que presenta una proporción de

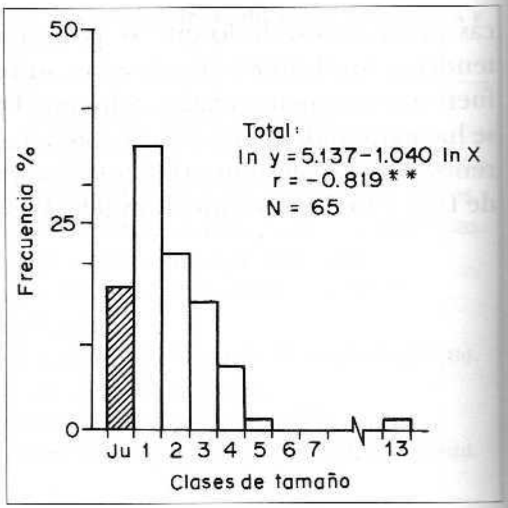


Figura 10.4. – *Distribución de Dap y ajuste al modelo de potencia de Hett y Loucks, de poblaciones de* Nothofagus obliqua *de Altos de Cantillana (Ju= juveniles* $^{**}P < 0.01$*) (Según Cassasa, 1986).*

individuos juveniles, de 5 a 15 cm de Dap y mayores de 1,25 m de altura (Figura 10.4) (Cassasa, 1986). Se encuentran plántulas en proporción también muy baja en esta localidad, pero ello y la estructura de los rodales, con un ajuste al modelo de potencia de Hett y Loucks (1976), indican que se encuentran en un proceso de autorremplazo discontinuo, debido seguramente a un mejor estado de conservación de estos bosques. La regeneración discontinua de tales bosques sería consecuencia según Cassasa (1986) de la variación de las condiciones climáticas, generalmente desfavorables. La reproducción vegetativa es muy importante para la mantención de estos bosques, pero la intervención antrópica permanente podría significar la desaparición de poblaciones locales, especialmente si se mantienen las condiciones climáticas desfavorables.

Bosques andinos de Roble de altura

Los bosques andinos de altura de *N. obliqua* (Roble) empiezan en el norte, en los 34°30' latitud sur en la Cordillera andina de Colchagua, donde se presentan como bosquetes, relictos sin duda de la distribución continua que habría tenido la especie en la última glaciación, sobre los 1.000 m y hasta más arriba de los 2.000 msnm, generalmente en exposiciones sur y sureste (Donoso, 1975a, 1982) (Figura 10.5). Estos bosques de *N. obliqua*

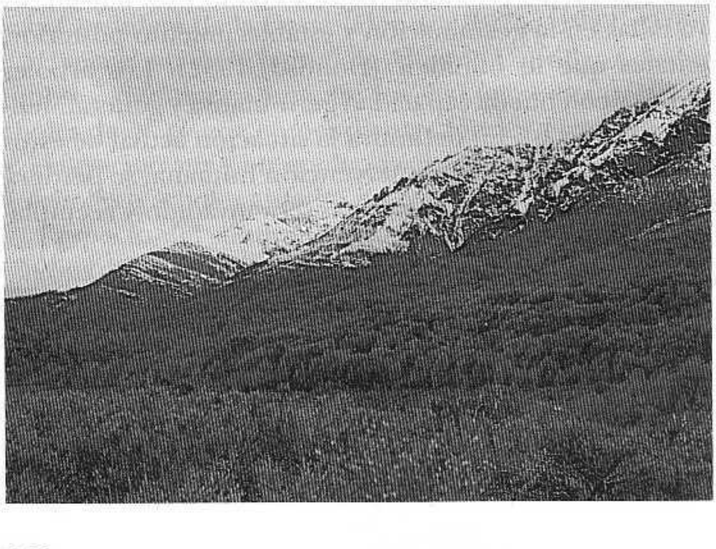


Figura 10.5. – *Bosque de* Nothofagus obliqua *de altura en meseta andina a los 1.000 m de altitud en la Cordillera de los Andes de Talca (Fotografía tomada por el autor en 1972).*

se hacen más continuos a medida que se desplazan hacia el sur y al mismo tiempo van extendiéndose hacia menores altitudes que alcanzan a los 600 m a la altura de los 35° latitud sur. Se encuentran especialmente en planicies de altura que son frecuentes por encima de los 1.000 msnm y en exposiciones sur y quebradas (Donoso, 1981b, 1982) (Figuras 10.1 y 10.5). Los bosques son puros por encima de los 1.000 m, pero a medida que se desciende se asocian con especies esclerófilas, mientras que hacia el límite de la vegetación arbórea se achaparran.

El detalle de las características medioambientales, así como de la composición florística y otros aspectos ecológicos de esta interesante vegetación de ambas cordilleras en la región mediterránea, se encuentra en Donoso (1972, 1975a, 1975b, 1981b, 1982) y en Cassasa (1986).

Los bosquetes relictos septentrionales, correspondientes al subtipo bosques andinos de Roble, se encuentran en las llamadas Sierras de Bellavista en la Cordillera de Colchagua. Por su condición de aislamiento y de relictos, son asociados con frecuencia a los bosquetes costeros de Roble que se han analizado recién.

La población de *N. obliqua* de las Sierras de Bellavista presenta una estructura propia de rodales coetáneos, con la mayor parte de los individuos ubicados entre los 15 y los 25 cm de Dap y unos pocos individuos viejos de hasta 1 m de Dap (Figura 10.6). El número de brinzales o juveniles es relativamente bajo, pero suficiente como para que el valor del coeficiente de correlación de la función de potencia de Hett y Loucks sea significativo con alta probabilidad (Figura 10.6).

La cantidad de plántulas es muy alta en relación con la encontrada en los bosquetes de la Cordillera de la Costa, con un promedio de 66 plántulas por cada 100 m^2. Las evidencias presentadas por la estructura y regeneración de estos bosques señalan que también poseen dinámica de autorremplazo discontinuo, en pulsos de regeneración, debido probablemente a dificultades para la germinación y establecimiento derivadas de un medio ambiente adverso. La especie se encuentra aquí, probablemente, en los límites de su amplitud fisiológica.

Se tiene una serie de antecedentes, muchos de ellos no publicados, de los bosques andinos de Roble que se desarrollan en forma continua al sur de los bosquetes aislados de Sierras de Bellavista. Esta información se refiere especialmente a estructura de los bosques, pero faltan estudios específicos de regeneración y de dinámica en especial. Sin embargo, de

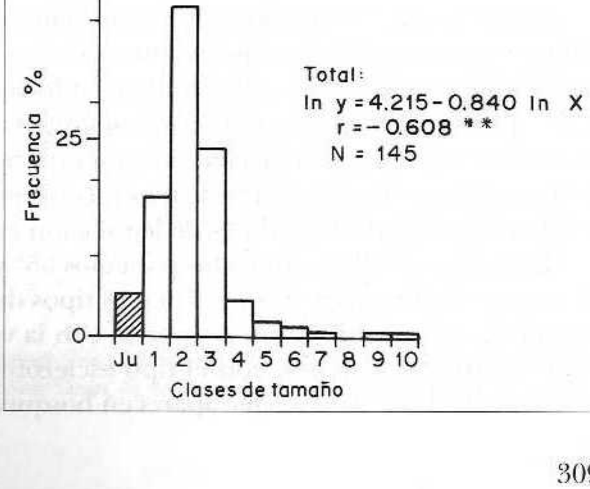


Figura 10.6. – *Distribución de Dap y ajuste al modelo de potencia de Hett y Loucks, de poblaciones de* N. obliqua de Sierras de Bellavista (*Ju= juveniles,* ** *p< 0,01) (Según Cassasa, 1986).*

la información existente es posible inferir características de su dinámica. En general, todos estos bosques tienen diversos grados de alteración, la cual es mayor hacia las altitudes medias y bajas. Las razones de esta alteración son la introducción de ganado en los bosques, la tala para fabricación de leña y carbón, la tala para destinar terrenos para campos agrícolas dentro de un esquema similar a la agricultura migratoria; y los incendios forestales ocasionados principalmente por las dos últimas actividades mencionadas. La alteración ha llevado a gran parte de estos bosques a la condición de renovales, que se mantienen permanentemente como tales debido a que las talas se efectúan en forma periódica, antes de que alcancen la condición de madurez (Tabla 10.2).

Tabla 10.2. – Tabla de rodal de un renoval de *Nothofagus obliqua* mezclado con *Austrocedrus chilensis* formado por corta del bosque para extracción de madera, leña y carbón, en una exposición S.E.

	Nothofagus obliqua		*Austrocedrus chilensis*		Total	
Dap (cm)	N/ha	AB/ha (m^2)	N/ha	AB/ha (m^2)	N/ha	AB/ha (m^2)
5-10	25	0,11	75	0,33	100	0,44
10-15	25	0,31	75	0,92	100	1,23
25-30	25	1,48	—	—	25	1,48
30-35	50	4,15	—	—	50	4,15
35-40	25	2,76	—	—	25	2,76
40-45	50	8,86	—	—	50	8,86
Total	200	17,67	150	1,25	350	18,92

Fuente: Puente y Donoso, manuscrito no publicado.

El renoval de Tabla 10.2 posee regeneración de diversas especies, además de *N. obliqua*, incluyendo especies propias del tipo esclerófilo, como *Peumus boldus, Cryptocarya alba* y otras especies, como *Gevuina avellana* y *Lomatia dentata*. En otros sectores del mismo bosque, particularmente en exposiciones sur, la alteración conduce frecuentemente a un renoval mixto en que junto a *N. obliqua* surgen, en menor proporción *Laurelia sempervirens, Aextoxicon punctatum, Cryptocarya alba* y a veces *N. dombeyi* y *A. chilensis* (Tabla 10.3). En las exposiciones norte, la composición tiende más hacia el tipo esclerófilo y al tipo forestal Ciprés de la Cordillera (De Puente y Donoso, aún sin publicar).

Hacia las partes más altas es común encontrar bosques maduros que en general son abiertos, presentando las características de bosque parque. Es común que se caracterice a estos bosques como renovales similares a los que se presentan en la región centro-sur de Chile, pero en realidad estos bosques mediterráneos son naturalmente puros, y se mantendrán así con escasa participación de otras especies, aunque lleguen a los estados de madurez. Esta consideración es importante tenerla en cuenta para efectos de la dinámica regenerativa de ellos y para consideraciones de legislación en cuanto a su silvicultura y manejo.

En la precordillera, entre los paralelos 35° y 36° Lat. sur, los bosques andinos de Roble de altura dominan por sobre los demás tipos de bosques, a partir de los 650 msnm. A estas altitudes el bosque de Roble se mezcla con la vegetación higrófila de quebradas al llegar a ellas o forma un ecotono con el tipo esclerófilo. Entre los 650 m y aproximadamente los 1.000 msnm junto a *N. obliqua* aparecen bosquetes de *N. alpina* en las exposiciones sur, y de

Tabla 10.3. – Tabla de rodal de un renoval mixto, en exposición sur, formado por alteración antrópica del bosque de *Nothofagus obliqua*.

Dap (cm)	*N.obliqua* N/ ha	*N.obliqua* AB/ ha (m^2)	*A. chilensis* N/ ha	*A. chilensis* AB/ ha (m^2)	L. sempervirens N/ ha	L. sempervirens AB/ ha (m^2)	*A. punctatum* N/ha	*A. punctatum* AB/ ha (m^2)	Total N/ ha	Total AB/ ha (m^2)
20-25	25	0,99	—	—	75	2,98	—	—	100	3,97
25-30	—	—	—	—	25	1,48	—	—	25	1,48
30-35	25	2,07	—	—	—	—	25	2,07	50	4,14
35-40	—	—	25	2,76	—	—	—	—	25	2,76
70-75	25	10,32	—	—	—	—	—	—	25	10,32
80-85	25	13,36	—	—	—	—	—	—	25	13,36
Total	100	26,74	25	2,76	100	4,46	25	2,07	250	36,03

Fuente: Puente y Donoso, manuscrito no publicado.

N. glauca en las exposiciones norte mientras que *N. dombeyi* se circunscribe a quebradas y cursos de agua y *Austrocedrus chilensis* a bosquetes preferentemente en sectores más planos y en exposiciones norte (Figura 10.7). Por encima de los 1.000 m *N. obliqua* domina como bosque puro disminuyendo su tamaño en altura, así como la densidad de la comunidad, hasta constituir bosques achaparrados por encima de los 1.500 m y hasta aproximadamente los 2.500 m (Donoso, 1975a, 1981b, 1982; Donoso, 1988).

A partir de los 35°50' Lat. sur, cerca de la latitud de Linares y hasta el río Ñuble (36°50' S.), se empiezan a hacer más importantes en gran parte de las exposiciones los bosques de

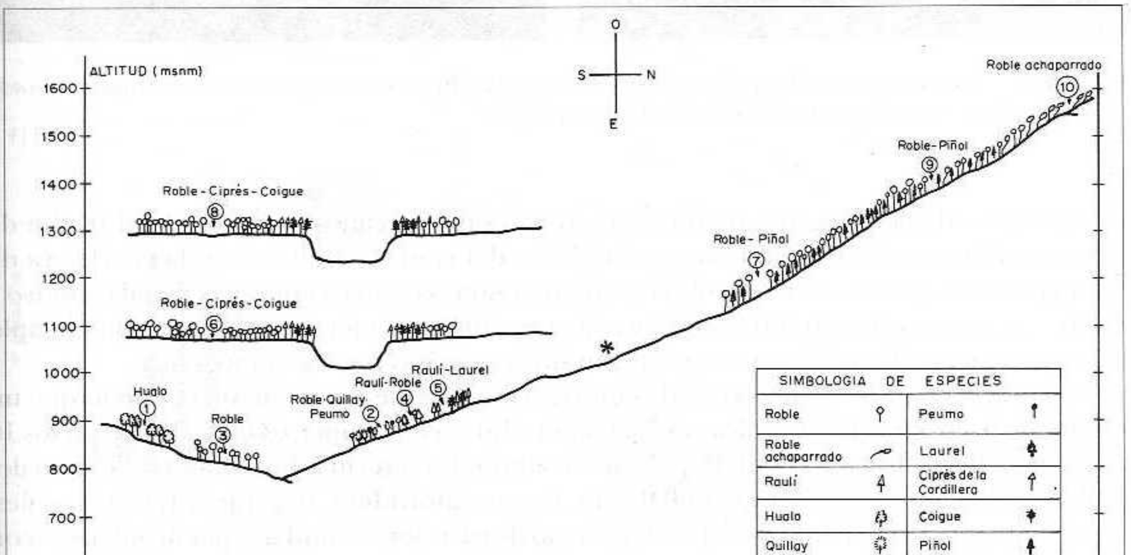

ALTITUD (msnm)
1600
1500
1400
1300
1200
1100
1000
900
800
700
O
S
N
E
Roble achaparrado
⑩
Roble-Piñol
⑨
Roble-Piñol
⑦
Roble-Ciprés-Coigue
⑧
Roble-Ciprés-Coigue
⑥
*
Huala
①
Roble
③
Roble-Quillay-Peumo
②
Raulí-Roble
④
Raulí-Laurel
⑤
SIMBOLOGIA DE ESPECIES
Roble
Peumo
Roble achaparrado
Laurel
Raulí
Ciprés de la Cordillera
Hualo
Coigue
Quillay
Piñol
* Sector cubierto principalmente con renovales de Roble muy alterados.

Figura 10.7. – *Perfil esquemático que muestra la ubicación topográfica y altitudinal de las distintas especies de* Nothofagus y Austrocedrus *chilensis en transección en el sector Radal-Siete Tazas, en los 35° Sur aproximadamente (Donoso P., 1988).*

Nothofagus glauca. Los bosques andinos de Roble se observan dominando en las exposiciones sur y principalmente por encima de los 1.000 msnm, donde forman bosques esencialmente puros. Estos bosques vienen experimentando desde hace muchos años tala para madera aserrada, leña o carbón, y para habilitar terrenos para la agricultura, generalmente para el cultivo de trigo. La explotación de bosques para madera aserrada se ha realizado tradicionalmente mediante el sistema de "floreo", es decir, la extracción de los individuos de mejor sanidad y forma, que dan altos volúmenes aserrables. De este modo el bosque se deteriora y la actividad posterior sobre él consiste normalmente en la tala de media a tres hectáreas, la elaboración de carbón con la madera obtenida, la quema posterior de los desechos que, a veces, puede derivar en incendio de un área mayor y el cultivo de trigo en esa superficie (Figura 10.8a). Después de lograda la cosecha, el sitio se abandona y en él se empieza a desarrollar un proceso de sucesión secundaria en que la especie *N. obliqua* juega el papel fundamental. De este modo estas áreas altas de la montaña constituyen un verdadero mosaico de rodales de distintas edades derivados de la acción antrópica (Figura 10.8b).

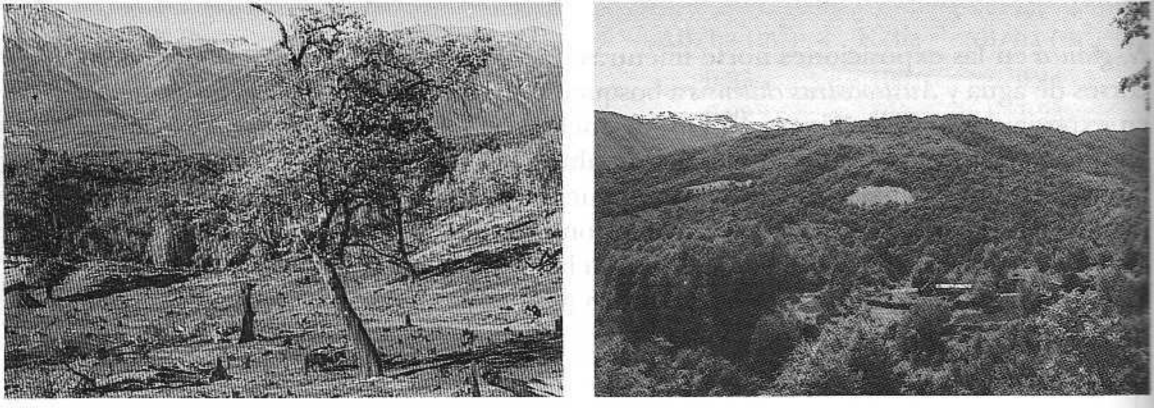


Figura 10.8. – a) *Esquema de agricultura migratoria causada por la tala;* b) *Mosaico de rodales, de distintas edades derivados de la acción antrópica (Fotografías tomadas por el autor en 1972).*

El análisis de la estructura de un set de rodales muestreados por sobre los 1.000 m de altitud en el sector de Lara, en las proximidades del embalse Bullileo, en la Cordillera de Parral, permite apreciar el desarrollo de una sucesión secundaria después de tala, cultivo y abandono, en estos bosques de *N. obliqua* (Figura 10.9). El método constituye un ejemplo del de sustitución de tiempo por espacio, en un área más o menos homogénea.

Se aprecia en esos bosques cortados un vigoroso rebrote de tocón, de tal modo que un renoval de 5 a 6 años de edad alcanza 5 a 6 m de altura con diámetros de 2 a 6 cm, y a los 10 años puede llegar hasta 9 cm de Dap y 8 m de altura. Los crecimientos diametrales anuales promedio fluctúan alrededor de los 0,9 cm y algunos individuos alcanzan a 1,4 cm anuales, lo que depende fuertemente del sitio. El proceso de sucesión secundaria puede iniciarse con un renoval puro de tocón de Roble (Figura 10.9a), pero es frecuente que pronto se asocien otras especies como *Aextoxicon punctatum* y *Gevuina avellana.* También es corriente que *G. avellana* se desarrolle desde tocones en conjunto con *N. obliqua* (Figura 10.9b, d, f). Es frecuente también que en la tala para cultivo, los campesinos dejan individuos en pie de *N. obliqua* o de otras especies como *Podocarpus saligna* (Figura 10.9c, d).

Al llegar a una condición de bosque adulto como el de la Figura 10.9e y f, los árboles ya

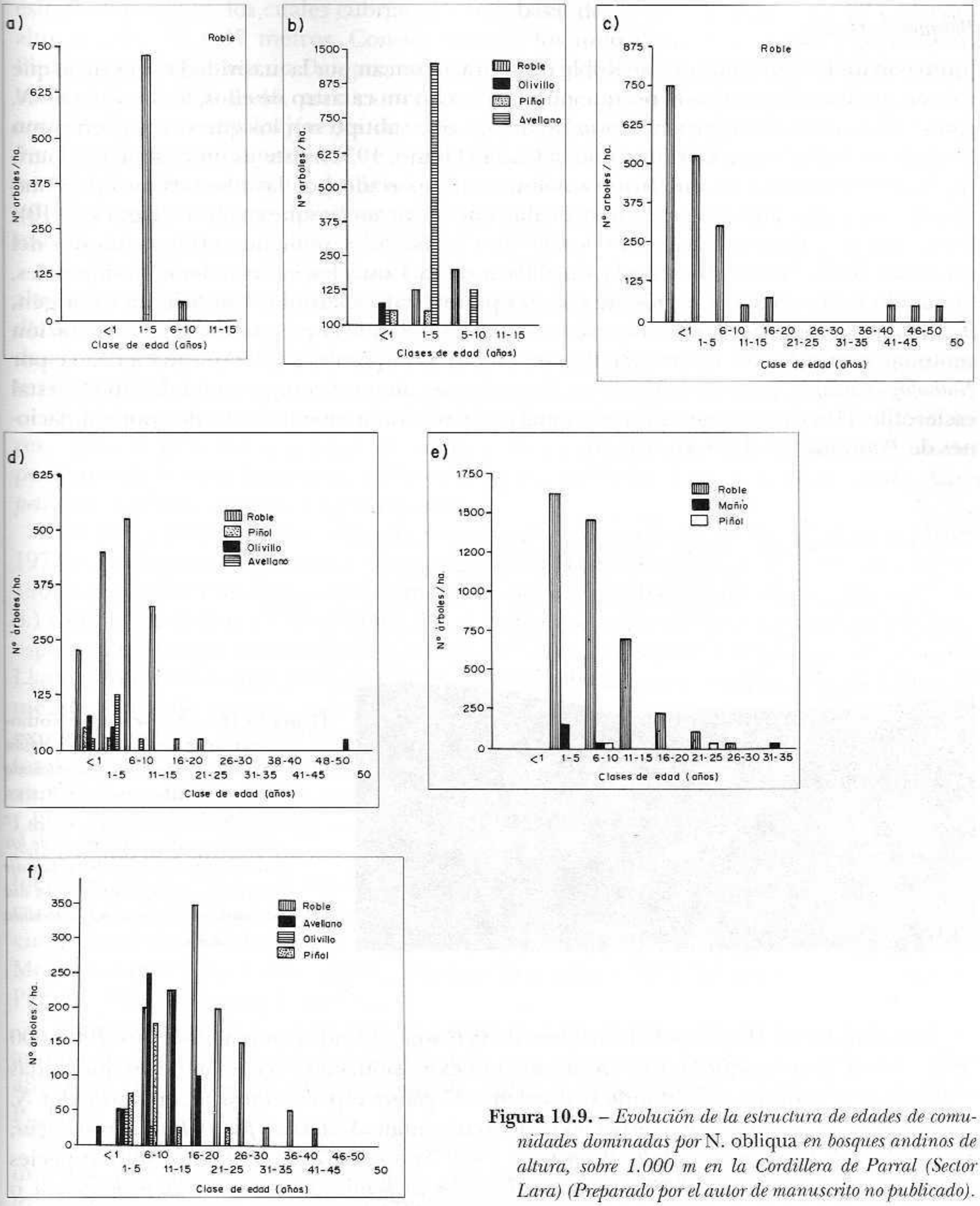


Figura 10.9. – *Evolución de la estructura de edades de comunidades dominadas por* N. obliqua *en bosques andinos de altura, sobre 1.000 m en la Cordillera de Parral (Sector Lara) (Preparado por el autor de manuscrito no publicado).*

producen semillas y se encuentran abundantes plántulas de *N. obliqua* en los bordes abiertos de los rodales o en claros que no se cubrieron con otro tipo de vegetación. El proceso de autorremplazo continuará en el futuro mediante una dinámica de regeneración por claros, si no vuelve a haber una tala o un incendio.

Bosques de Hualo

Junto con los bosques andinos de Roble de altura, destacan por la masividad y superficie que cubren, no bien determinada porque no se ha hecho un catastro de ellos, los bosques de *N. glauca* (Hualo). Los bosques más nombrados de este subtipo son los que se conocen como "bosque maulino" en la Cordillera de la Costa (Pisano, 1954). Éste es un bosque casi puro de *N. glauca* que hoy se encuentra totalmente desplazado por las plantaciones de *Pinus radiata*, hasta el punto de que es improbable encontrar un bosque maduro (Figura 10.10). En su origen se desarrollaban entre los 34°45' y los 36°30' S. siguiendo el curso inferior del río Itata, desde las cumbres de la Cordillera de la Costa hacia las laderas occidentales, limitando hacia oriente y occidente con el tipo forestal esclerófilo. También en su origen, limitaba abruptamente hacia el sur del río Itata con lo que correspondería a la vegetación ecotonal a que hacen referencia Pisano (1954) y Fuenzalida (1965) caracterizada por *Nothofagus obliqua, Laurelia sempervirens, Persea lingue* y algunos componentes del tipo forestal esclerófilo. Hoy día esa vegetación ecotonal está casi absolutamente sustituida por plantaciones de *Pinus radiata* (Donoso, 1982).

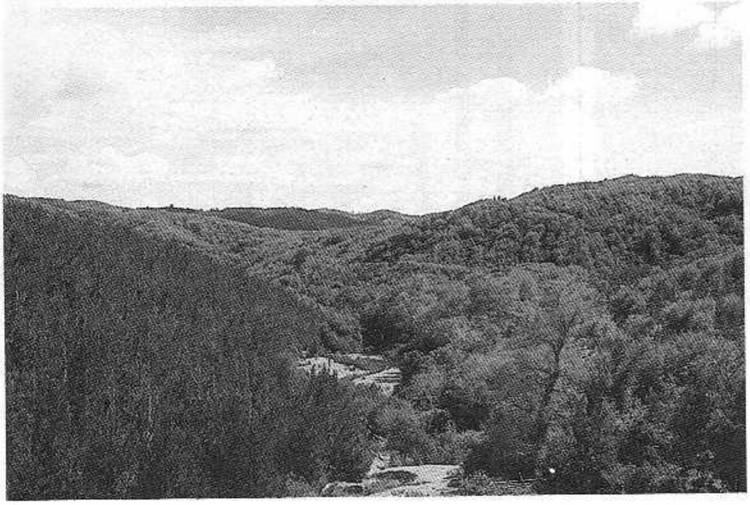


Figura 10.10. – *Bosque puro de* Nothofagus glauca *en la costa de la región del Maule, hoy totalmente desplazado por las plantaciones de* Pinus radiata. *En la foto, de 1970, se aprecia el avance desde el sur de las plantaciones y los bosques y el paisaje de* Nothofagus glauca *que hoy día ha desaparecido (Fotografía tomada por el autor en 1970).*

Los bosques de Hualo de la Cordillera de la Costa, ubicados en lomajes entre 200 y 600 m de altitud, eran bosques puros en casi toda su extensión, con excepción de las quebradas y riberas de cursos de agua, donde se asocian a *N. glauca* especies mésicas, en particular *N. obliqua, N. leoni,* cuando ambas especies padres cohabitan, *Aextoxicon punctatum, Persea lingue, Drimys winteri, Sophora microphylla* (Pimstein, 1974; Araya, 1987) y en algunos sitios especies que encuentran aquí su límite norte como *Laurelia sempervirens* y *Weinmannia trichosperma*, o especies amenazadas, como *Gomortega keule* y *Pitavia punctata* (Donoso, 1972, 1975a). Según Pimstein (1974), los suelos se desarrollan sobre granodioritas, medianamente profundos y con pH ácidos. En su mayoría estos bosques fueron cortados en el pasado y siguen siendo cortados y sustituidos hoy día, constituyendo posteriormente renovales de tocón (reproducción vegetativa desde el tronco cortado).

Los antecedentes entregados por Pimstein se refieren a un bosque puro en Coronel de Maule, denso si se supone que era un bosque adulto, con 2.100 árboles por hectárea en el estrato dominante, los cuales cubrían un área basal de 53 m^2 con Dap entre 27 y 35 cm y alturas entre 16 y 17 metros. Considerando a los individuos intermedios y suprimidos, Pimstein (1974) indica un Dap promedio de 17,5 cm. Si estos rodales eran adultos debería tratarse de un sitio malo, pero es muy probable que más bien correspondan a renovales antiguos. Otros renovales jóvenes, de 20 años de edad, con áreas basales de 35 m^2 y Dap entre 5 y 13 cm, poseían densidades de 3.400 árboles por hectárea (Yáñez *et al.*, 1974) lo que justificaría la suposición que los bosques muestreados por Pimstein eran en realidad renovales más viejos, en que había operado el autorraleo y se encontraba gran cantidad de individuos suprimidos en los doseles inferiores.

Según lo observado en los sitios en que el bosque es talado y el piso no es fuertemente alterado, *N. glauca* rebrota vigorosamente desde los tocones, dando lugar a un renoval muy denso, de fustes rectos, de la especie. En la medida que el bosque llega al estado de desarrollo señalado por Pimstein (1974), ya produce semillas y puede encontrarse abundante regeneración.

Si los bosques son drásticamente alterados, con aplicación de fuego y cultivos posteriores, aparece primero una pradera pobre y luego un matorral con arbustos y árboles pequeños de *Sophora macrocarpa, Fabiana imbricata, Aristotelia chilensis, Lomatia hirsuta, Azara petiolaris, Lithraea caustica* y *Cryptocarya alba.*

Por la Cordillera de los Andes *N. glauca* aparece al norte del río Teno (Donoso, 1972, 1975a), y se encuentran algunos bosquetes maduros en la Cordillera de Talca (Donoso P., 1988), pero como subtipo propiamente tal se puede identificar entre el río Maule (35°50' S.) y el río Ñuble (36°50' S.) (Figura. 10.11), donde se interrumpe abruptamente para dar espacio a un bosque ecotonal con *N. obliqua, N. alpina, N. dombeyi* y otras especies. Hacia el Llano Central desciende por la Cordillera hasta los 400 m aproximadamente, fundamentalmente ocupando exposiciones norte, oeste y este, mezclándose con *N. obliqua* hacia las exposiciones más húmedas y frías, especialmente la sur. Hacia las partes altas alcanza hasta los 1.100 msnm donde forma un estrecho ecotono con los bosques del subtipo Roble de altura (Figura 10.10). En ese ecotono es frecuente encontrar al híbrido *N. leonii* (Donoso y Landrum, 1976 y 1979; Donoso 1982) (Figuras 10.11 y 1.23). También está ocurriendo en este subtipo una sustitución por *Pinus radiata*, y actualmente por *Eucalyptus globulus*, especialmente en los sectores más bajos y con suelos trumao más profundos. Informaciones sobre características medioambientales, florísticas y ecológicas en general de estos bosques se encuentran en Donoso (1972, 1975a, 1975b, 1978, 1981a, 1982) y en Pimstein (1974), Mollenhauer (1975), Urzúa (1975), Ibarra y Mourgues (1976), Barasorda (1977), Ibarra y Peralta (1980) y Donoso P. (1988).

Los bosquetes de *N. glauca* que se encuentran en exposiciones norte en la Cordillera andina de Talca son comunidades totalmente discretas en que Hualo ocupa entre el 94 y el 48% tanto del número de árboles, como del área basal y del volumen por hectárea (Donoso P., 1988) (Figura 10.12).

La estructura de este rodal de 71 años de edad promedio y 26 m de altura promedio muestra una condición de desarrollo relativamente estacionario. Los árboles por arriba de los 20 años disminuyen su tasa de crecimiento (Donoso P., 1988). La formación de claros empieza a dejar que penetre más luminosidad al bosque, sobre la base de la caída de individuos, lo que permite, con la sola competencia del arbusto *Sophora macrocarpa*, el establecimiento de regeneración de *N. glauca* (Figura 10.12b) y el crecimiento de una cierta cantidad de brinzales (Figura 10.12a). Estos elementos reflejan un autorremplazo de la especie mediante una estrategia de regeneración por claros, que asegurará la permanencia del rodal en el sitio, si no es afectada por factores alogénicos naturales o antrópicos. Las

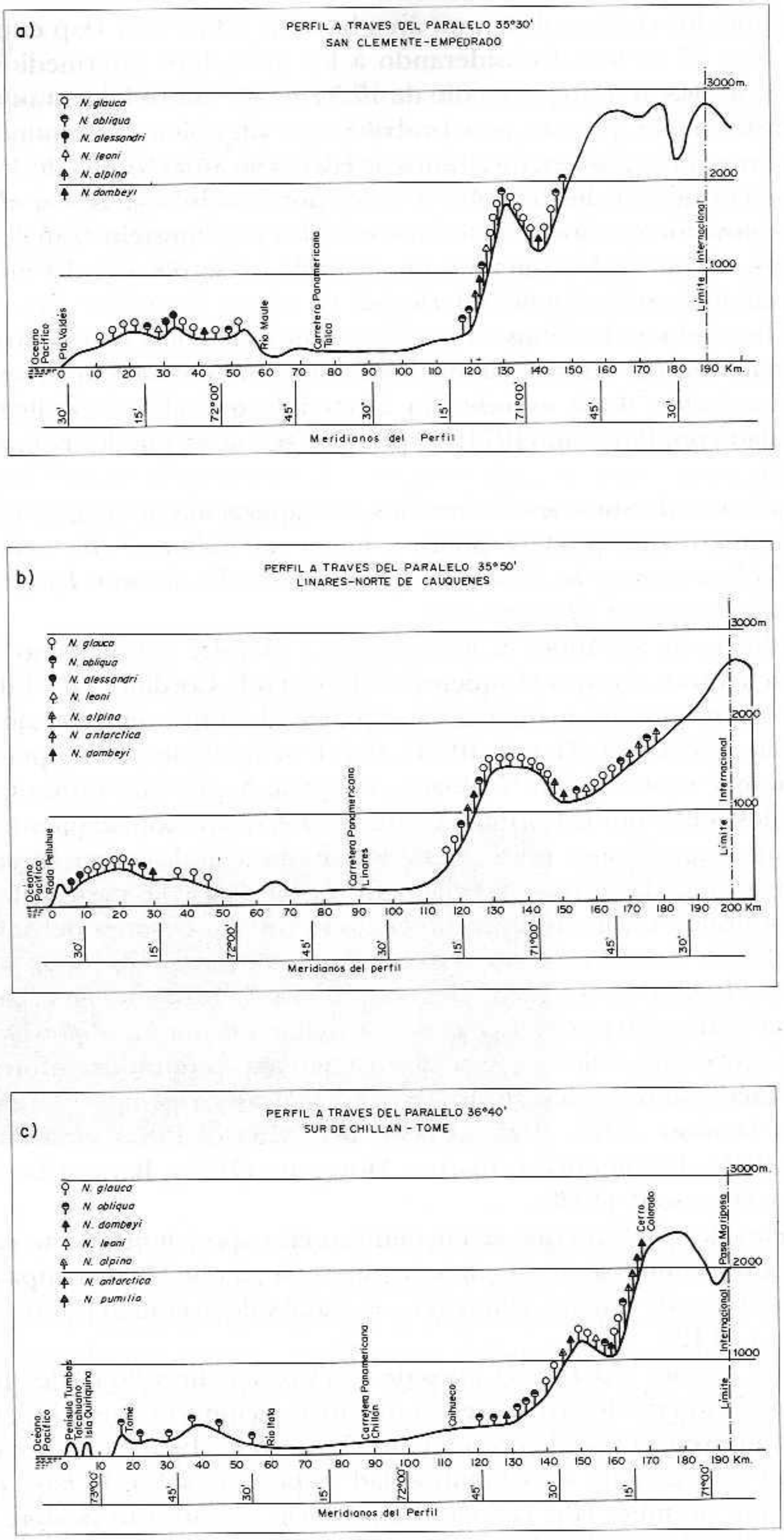


Figura 10.11. – *Perfiles transversales en la región Mediterránea de Chile, en los paralelos* a) *35º30'*; b) *35º50' y c) 36º40', mostrando los ecotonos entre distintos tipos de bosques y los límites altitudinales (Donoso, 1981b).*

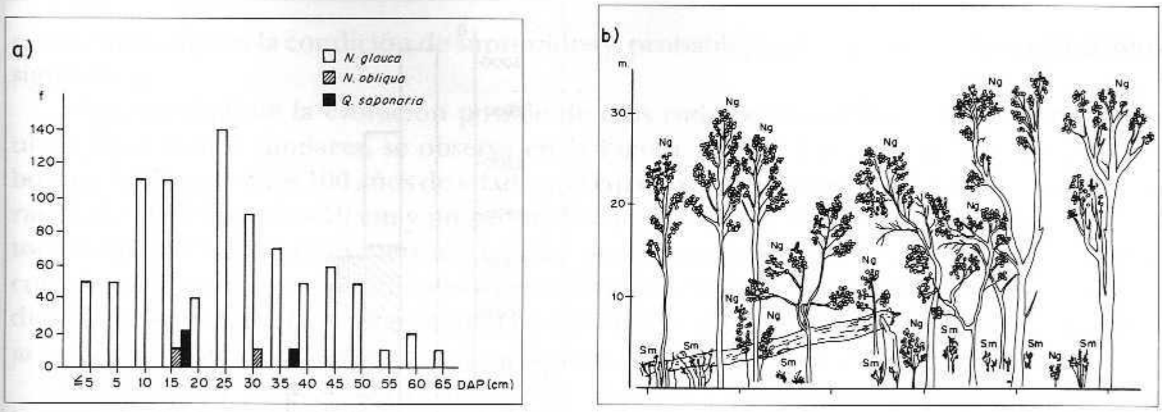


Figura 10.12. – a) *Distribución diamétrica de un rodal de* N. glauca *en la Cordillera andina de Talca* y b) *Perfil vertical correspondiente (Donoso P., 1988).*

especies *N. obliqua* y *Quillaja saponaria* no se visualizan como competidores importantes bajo las condiciones imperantes.

Más al sur, la especie *N. glauca* forma masas más continuas de bosques puros que se pueden diferenciar según exposiciones. En las exposiciones norte son totalmente puros, mientras que en las exposiciones sur son mixtos, y frecuentemente con preponderancia de *N. obliqua.* Las exposiciones este y oeste son transicionales entre exposiciones norte y sur, pero con dominancia de *N. glauca* (Donoso, 1978). Puente *et al.*, (1978) consideran también un tipo de bosque de *N. glauca* de altura (sobre 1.100 m) que, efectivamente existe, pero esencialmente como bosquetes insertos en el subtipo bosque de Roble de altura, debido a diferencias edáficas principalmente (Donoso, 1978). En terrenos donde *Austrocedrus chilensis* surge como una especie importante, *N. glauca* ocupa principalmente las exposiciones sur, este y oeste, mientras que la exposición norte es dominada por *A. chilensis,* pero especialmente en altitudes menores de 400 a 500 msnm (Ibarra y Mourgues, 1976; Ibarra y Peralta, 1980).

La acción humana sobre estos bosques es muy similar a la descrita para los bosques andinos de Roble de altura, es decir, se cortan en superficies de 1 a 3 hectáreas para efectos de carboneo y agricultura de tipo migratorio y luego se abandonan. En el área crece un renoval que alrededor de 25 años después se vuelve a cortar (Donoso, 1982). La especie tiene muy buena reproducción de tocón o cepa lo que da origen a renovales coetáneos muy uniformes. No se cuenta en el momento con información de renovales de este tipo menores de 20 años, pero la distribución del número de árboles por clases diamétricas en tres rodales de 20; 26 y 39 años, respectivamente, ubicados en la Cordillera de Parral en exposición oeste y a altitudes entre 800 y 900 m aproximadamente, permite visualizar la evolución de estos renovales (Mollenhauer, 1975) (Figuras 10.13 y 10.14).

La Figura 10.13 muestra que la densidad, muy alta en los primeros años, se mantiene relativamente hasta los 20 años, como se desprende de los 7.700 árboles por hectárea que aún posee a esa edad el rodal I. Sin embargo, la competencia ha relegado ya a un alto porcentaje de individuos a la condición de árboles suprimidos o de bajos diámetros, pero de la misma edad (barras no achuradas). El desarrollo de los árboles va produciendo la eliminación de gran parte de ellos, y la curva de distribución diamétrica se va aplanando cada vez más. Particularmente los individuos del dosel superior, que son los que se mantendrán, adquieren una distribución de curva normal característica de bosque coetáneo a los 40 años de edad, con alrededor de 1.500 árboles por hectárea; otros 1.500 individuos se

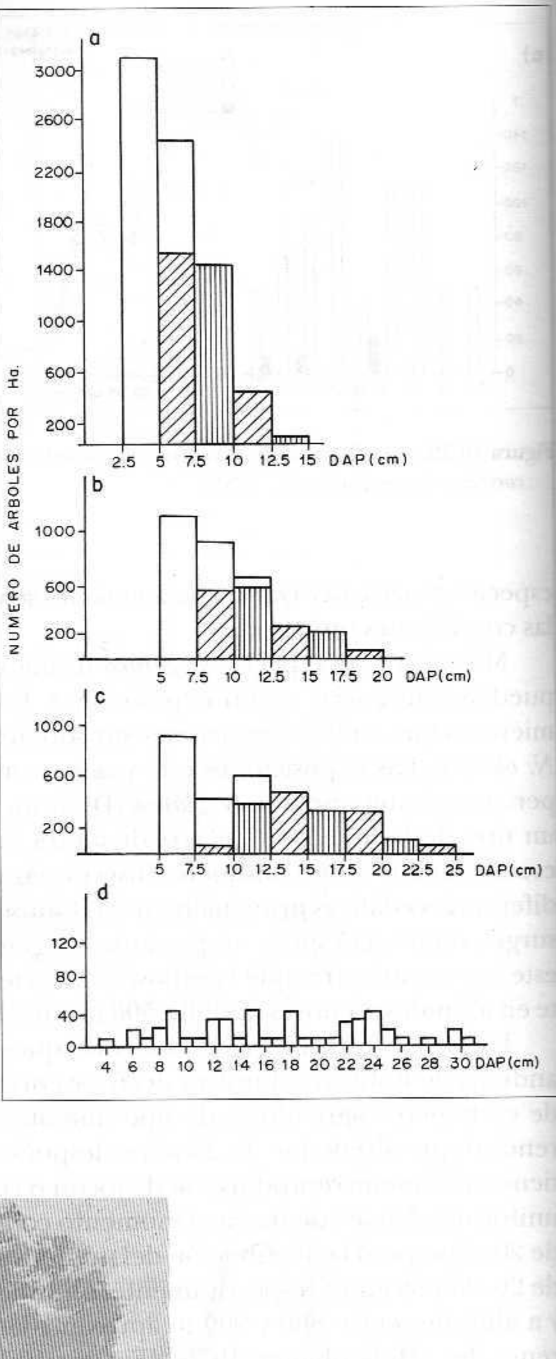


Figura 10.13. – *Evolución de la distribución diamétrica o estructura poblacional de renovales de tocón de* N. glauca, *de 20* (a), *26* (b) *y 39* (c) *años de edad (Según Mollenhauer, 1975) y de 100 años* (d) *(Según Ibarra y Mourgues, 1976). Las barras achuradas corresponden al estrato dominante.*

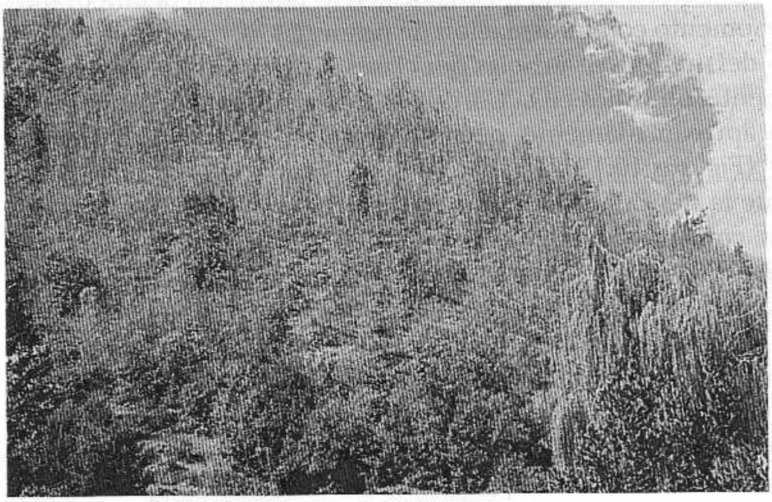


Figura 10.14. – *Renovales de* Nothofagus glauca *en Bullileo, Cordillera de Parral (Fotografía tomada por C. Donoso en 1971).*

encuentran aún en la condición de suprimidos y, probablemente, irán muriendo en los años siguientes.

El punto final de la evolución posible de esos rodales, también en exposición oeste y ubicados a alturas similares, se observa en la Figura 10.13d. En este caso tenemos que el bosque ha llegado a los 100 años de edad con Dap máximos entre 80 y 90 cm y con un amplio rango de Dap desde los 10 cm y un promedio de 44 cm. Ello determina una curva normal totalmente aplanada. El número de árboles por hectárea se ha reducido a 490 individuos con algunos pocos correspondientes a especies más o menos esclerófilas en doseles intermedios *(Cryptocarya alba, Lithraea caustica, Lomatia dentata, Lomatia hirsuta, Peumus boldus, Quillaja saponaria)* y otras como *Persea lingue* y *Gevuina avellana* (Ibarra y Mourgues, 1976).

Estos rodales adultos son relativamente abiertos y permiten la entrada de bastante luminosidad al piso. Ello permite que en años de buena semillación de *N. glauca* se encuentren plántulas germinadas en cantidades de 2 o más millones por hectárea (Donoso, 1975b; Puente y Gómez, 1976; Puente 1980), las que pueden permanecer, si no hay ganado, varios años creciendo más o menos lentamente con una mortalidad relativamente baja (Tabla 1.1, Capítulo I) (Donoso, 1975b). Estos individuos logran establecerse definitivamente cuando se producen claros por caída de algún árbol o por algún efecto antrópico local que no implique la presencia posterior de ganado. En el segundo caso, si el efecto significa tala, la regeneración por tocón crece rápidamente y las plántulas de semillas tendrán también alguna oportunidad, formándose un bosque de monte medio. Especies tolerantes competidoras son escasas o no existen en estos bosques, especialmente en las exposiciones más cálidas, de modo que las estrategias de autorremplazo deben operar sobre la base de esos claros en que crece la misma especie.

Urzúa (1975) interpreta esta dinámica de regeneración por claros, mediante el esquema de dinámica cíclica planteado por Leinbundgut (1970), que discutimos en el capítulo VII. Señala Urzúa que el bosque de *N. glauca* es un bosque multietáneo en el que se encuentran diversas situaciones de desarrollo que representan el ciclo de desarrollo natural de cuatro fases que él llama de regeneración, de crecimiento óptimo, de envejecimiento y de destrucción (Figura 10.15).

- La fase de regeneración se caracteriza por una densa regeneración establecida como monte bravo, bajo un dosel de árboles senescentes.
- La fase de crecimiento óptimo corresponde a un estado de latizal o fustal que está creciendo vigorosamente con el máximo de productividad. Esta fase correspondería a la de madurez de la dinámica cíclica de Watt (1947).
- La fase de envejecimiento corresponde al bosque maduro en que el crecimiento se empieza a estagnar y en que el bosque alcanza a un máximo de área basal y volumen, lo que podría interpretarse como máxima biomasa y, por lo tanto, una situación próxima al clímax o "steady state".
- La fase de destrucción, correspondiente a la de degeneración de Watt (1947), representa un estado avanzado de senilidad y muerte de los árboles viejos, hasta su eventual eliminación, encontrándose entonces mínimos de área basal, volumen y crecimiento.

Este esquema que resulta muy sencillo y por lo tanto atractivo, no es otra cosa, sin embargo, que una dinámica de regeneración por claros. Efectivamente, las situaciones representadas en la Figura 10.15 corresponden a superficies que fluctúan entre 200 m^2 y 1.500 m^2, con un promedio de 600 m^2. Es decir, no son otra cosa que claros de 14 × 14 m, 25 × 25 m, y un máximo escaso de 38 × 38 m Esta es la forma autogénica normal y única, salvo que ocurran fenómenos alogénicos naturales o de origen antrópico, como puede autorremplazarse un

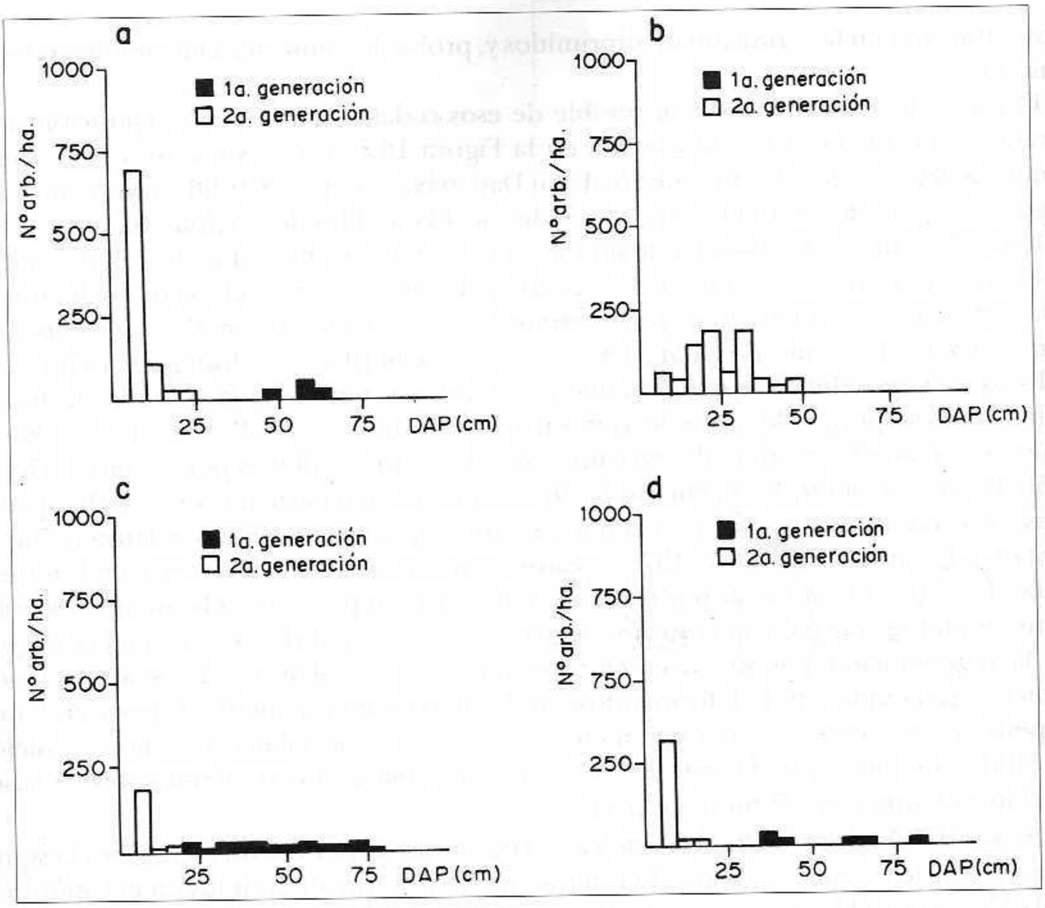


Figura 10.15. – *Tipos de situaciones dentro del bosque de* N. glauca *que Urzúa (1975), interpreta como fases de desarrollo dentro de un proceso cíclico que no es tal, sino que corresponde a una dinámica de regeneración por claros: a), b), c) y d).*

bosque de una especie intolerante o semitolerante, que no posee competidores tolerantes. Ella supone un rodal que ha madurado hasta llegar a una etapa sucesional final, asimilable a un clímax o "steady state", durante la cual los individuos, y no grupos de individuos o rodales, llegan a un estado de senilidad o incluso muerte, perdiendo ramas o siendo afectados por fenómenos alogénicos como golpes de viento que los quiebran o derriban.

De ese modo promueven claros de diferentes superficies según el nivel del daño que puedan ocasionar a su alrededor. Esto quiere decir que son los individuos los que experimentan el proceso natural de la vida, por ningún motivo la población o comunidad, concepto que corresponde a la herejía clementsiana según Colinvaux (1973).

Es necesario destacar que éste es un error conceptual importante que se ha extendido a los bosques de Lenga *(Nothofagus pumilio)*, de *Austrocedrus chilensis* y *Nothofagus spp* en Argentina, de *Araucaria araucana* y *Fitzroya cupressoides*, e incluso algunos lo utilizan a veces, en forma ligera, en bosques tan complejos como los del tipo forestal siempreverde.

Bosquetes de Ruil

A pesar de constituir una superficie muy reducida, es importante destacar como subtipo a los bosquetes de *Nothofagus alessandrii* (Ruil) por la importancia de esta especie y su condición de vulnerable (Ormazábal y Benoit, 1987). Ellos están constituidos por 8 bosquetes ubicados dentro de una superficie de 825 ha, inserta en el subtipo bosques de Hualo, y en exposiciones sur y oeste (Figura 9.1). Donoso (1972, 1975a, 1981b., 1982), Donoso y Landaeta (1983), Garrido y Landaeta (1983) y San Martín *et al.* (1984), entregan antecedentes de la ecología, fitosociología y medio ambiente de estos bosquetes (Figura 10.16).

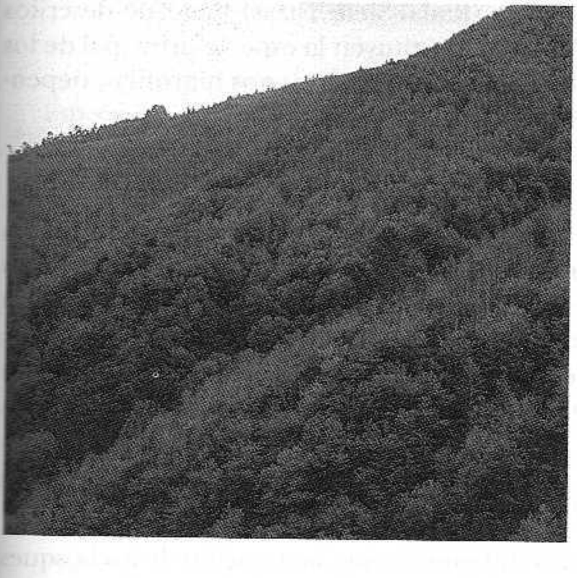


Figura 10.16. – *Bosquete de renoval de* Nothofagus alessandrii *en la región costera del Maule, cerca de Empedrado.(Fotografía tomada por el autor en 1971).*

Todos los bosquetes de *N. alessandrii* corresponden a renovales de segundo crecimiento cuyo origen es la reproducción desde tocones después de talas rasas destinadas a utilizar la madera para leña o carbón y el suelo para cultivar trigo, y abandono posterior. El crecimiento de estos renovales no está documentado, pero todas las evidencias e informaciones señalan que es extraordinariamente rápido. Una vez que alcanzan alrededor de 20 años de edad pueden producir semillas, que son capaces de germinar en porcentajes relativamente bajos (Donoso, 1975c), pero que producen plántulas que se establecen en los claros (Donoso, 1982). La regeneración representada por brinzales es relativamente abundante en algunos claros, lo que sugiere una dinámica de regeneración en claros (Donoso, 1981b, 1982). Por otra parte, no es capaz de establecerse fuera del bosque, en los bordes de los rodales, en forma natural (Landaeta, 1981). Podría pensarse que la restricción del área de distribución se debe especialmente a su baja capacidad de competencia con otras especies (San Martín *et al.*, 1984), pero además, es indudable que tiene particulares exigencias de sitio.

Bosquetes de Raulí

Aun cuando sólo se encuentran como bosquetes relativamente aislados desde Curicó al sur por la Cordillera de los Andes, son destacables aquellos constituidos por *Nothofagus alpina*, que con frecuencia se asocian o se encuentran contiguos con los de *N. obliqua*, dentro del tipo forestal, particularmente en exposiciones sur y por sobre los 600 msnm y generalmente a mayor altitud, sobre suelos profundos de cenizas volcánicas (Donoso, C., 1982; Donoso, P., 1988; Donoso *et al.*, 1993).

Al sur del río Ñuble los bosques de *N. alpina* son cada vez más importantes, constituyendo esa área una zona ecotonal o un continuum que culmina con los bosques del tipo forestal

Coigüe-Raulí-Tepa. Hacia las áreas bajas al sur del río Ñuble, *N. alpina* va desapareciendo y quedan bosques dominados por *N. obliqua*, que limitan hacia las áreas más bajas con el tipo forestal esclerófilo.

Hacia las áreas altas *N. alpina* también desaparece, siendo reemplazado por *N. dombeyi* y *N. obliqua* y sobre los 1.300 a 1.500 msnm por bosques de *N. dombeyi* y *N. pumilio*, todo esto a lo largo de un continuum, en el cual también se ubican otras especies (Donoso, 1982).

Bosquetes de *N. alpina* en la Cordillera de Talca (Radal-Siete Tazas) han sido descritos por Donoso, P. (1988). Se ubican en exposición sur y constituyen la especie principal de los doseles dominantes asociándose con Roble y otras especies más o menos higrófilas, dependiendo al parecer de las características de la exposición (Tabla 10.4).

Bosques higrófilos de quebradas

Finalmente, dentro del tipo forestal Roble-Hualo, especialmente en la Cordillera de los Andes, se encuentran rodales dominados por *Nothofagus dombeyi*, asociados con diferentes especies de características más higrófilas que las de comunidades que las rodean (Figura 10.17). Por lo mismo, ellas se encuentran generalmente en quebradas, cerca de cursos de agua y en el nacimiento de éstos. Antecedentes no publicados sobre este subtipo son mencionados por Donoso (1981b) y otros se encuentran en preparación (Donoso *et al.*, en preparación).

Consideraciones sobre conservación del tipo forestal Roble-Hualo

Como en otros sectores de los bosques templados sudamericanos, la situación de los bosques de este tipo forestal, desde el punto de vista de los principios básicos de la conservación, es realmente grave por las siguientes razones:

a) Se trata de un ecosistema forestal único en el mundo y en Chile. Esta condición de único está dada por varias características:

— Es el único bosque de *Nothofagus* que crece en clima Mediterráneo típico.

— Está definido por la presencia de *Nothofagus glauca*, especie que sólo habita en esa área y que es muy característica dentro de los *Nothofagus*.

— Constituye el límite norte de una gran cantidad de especies de los distintos tipos forestales de Chile.

— Se produce dentro de él la mayor cantidad de endemismos y ocurrencia de especies leñosas raras y amenazadas de extinción en Chile. Entre éstas se destacan *Gomortega keule, Beilschmiedia berteroana, Pitavia punctata, Nothofagus alessandrii*, el mismo *Nothofagus glauca, Eucryphia glandulosa* y *Legrandia concinna*.

— Es un centro de variabilidad de los *Nothofagus*. Se han desarrollado allí híbridos, como *N. leoni (N. obliqua* X *N. glauca)* y *N. obliqua* X *N. alpina*, que a través del fenómeno de introgresión proporcionan enorme variabilidad, especialmente a las poblaciones de *N. obliqua* que, posiblemente, constituyen hoy un enjambre de híbridos. Contribuye a esa variabilidad la formación de ecoclines y posiblemente ecotipos, en *N. obliqua* y *N. alpina*.

b) Es de gran atractivo desde el punto de vista recreacional por poseer áreas de gran belleza dentro de un clima cálido y seco durante gran parte del año.

c) Se encuentra en una condición medioambiental que significa extrema fragilidad para el bosque, especialmente por las características de prolongadas sequías de verano y lluvias torrenciales concentradas en pocos meses de invierno. A ello se une que muchos rodales son de tipo relicto o poblaciones marginales, lo que les otorga más fragilidad aún.

Tabla 10.4. – Clasificación sociológica o de copas de un rodal de Raulí en exposición suroeste (a) y otro en exposición sureste (b) en Radal-siete Tazas en la Cordillera de Talca, en los 900 msnm aproximadamente.

a) **Renoval de Roble-Raulí**

Especie	Brinzales	Suprimidos	Intermedios	Codominantes	Dominantes	Emergentes
Nothofagus alpina	—	30	80	230	250	—
Nothofagus obliqua	—	10	30	110	210	—
Cryptocarya alba	—	70	70	10	—	—
Drimys winteri	90	100	120	—	—	—
Luma apiculata	180	230	40	—	—	—
Lomatia dentata	80	130	30	—	—	—
Persea lingue	—	—	40	—	—	—
Total	350	570	410	350	460	—

b) **Renoval de Raulí-Laurel**

Especie	Brinzales	Suprimidos	Intermedios	Codominantes	Dominantes	Emergentes
Nothofagus alpina	—	—	10	90	250	—
Laurelia sempervirens	90	100	150	40	—	—
Lomatia dentata	2.130	40	50	—	—	—
Gevuina avellana	—	30	110	—	—	—
Persea lingue	—	—	10	—	—	—
Drimys winteri	—	—	10	—	—	—
Total	2.220	170	340	130	250	—

Fuente: Donoso, P. (1988).

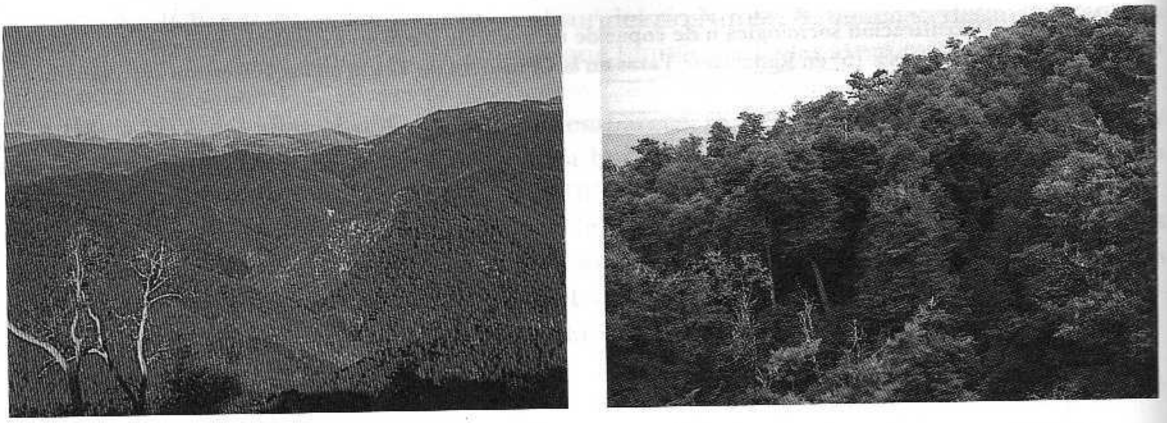


Figura 10.17. – a) *Higrófilos de quebrada en una panorámica dentro del bosque Roble-Hualo en la Cordillera de Parral;* b) *Un bosque higrófilo de quebrada dominado por* Nothofagus dombeyi *sobre los 1.000 m de altitud en la Cordillera de Parral (Fotografía tomada por el autor en 1971).*

d) Durante largo tiempo ha sido degradado por efectos de floreo, extracción de leña, carboneo y agricultura migratoria. Hoy día, sin embargo, es fuertemente amenazado por la expansión de las plantaciones de *Pinus radiata* y *Eucalyptus globulus* que se realiza sobre la base de sustitución de esos bosques, lo que es mucho más grave que la simple degradación por alteración antrópica.

e) No existe dentro del Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas ninguna que incluya a las especies y ecosistemas de este tipo forestal.

A estas consideraciones habría que agregar la preservación de una fauna autóctona de gran interés y la importancia hidrológica de las cuencas, en consideración justamente de las características del clima Mediterráneo y de las especiales consideraciones agrícolas del Llano Central regado por esas cuencas.

Urge entonces el desarrollo de un completo Sistema de Parques y Reservas, la estricta prohibición de sustitución de estos bosques y la puesta en ordenación y utilización con modernos criterios forestales conservacionistas, de todos aquellos bosques que no se encuentran en el SNASPE.

3. Tipos forestales Roble-Raulí-Coigüe y Coigüe-Raulí-Tepa

Antecedentes y descripción

El tipo forestal denominado Roble-Raulí-Coigüe en la tipología forestal oficial es difícil de definir y de delimitar porque su origen es muy diverso y se traslapa en forma muy gradual con otros tipos forestales a través de zonas ecotonales extensas y constituyendo continuos vegetacionales en sentidos latitudinales y altitudinales.

En la literatura se está hablando de las superficies correspondientes a este tipo forestal y al Coigüe-Raulí-Tepa, cuando Pisano (1954) y Fuenzalida (1965) se refieren a la formación Parque y a la formación *Nothofagus obliqua* y *Laurelia sempervirens,* dentro de la zona hidromórfica, y también cuando Schmithusen (1956) se refiere a "bosques de latifoliadas deciduas de la zona templada" y Oberdorfer (1960) a "estisilva valdiviana de laurifoliadas". La clasificación preliminar del bosque nativo hecha por el Instituto Forestal (Yudelevich *et al.*, 1965), identifica también a este tipo forestal con lo que llaman separadamente tipo forestal Roble-Raulí y renovales de Roble-Raulí, y tipo forestal Coigüe y renovales de Coigüe. Hueck (1978) se refiere concretamente a la región de los bosques de *N. obliqua* y *N. alpina*, incluyendo en ella, como corresponde, a los bosques de ambas especies ubicados en el lado argentino de la Cordillera de los Andes.

En este conjunto de bosques caracterizados por las tres especies de *Nothofagus* hay en realidad una mezcla de situaciones muy distintas. En forma general se puede decir, con cierta precisión, que latitudinalmente, el tipo forestal Roble-Raulí-Coigüe se inicia al sur del río Ñuble por la Cordillera de los Andes (36°30' sur), línea donde terminan los bosques de *N. glauca*, y termina aproximadamente en los 41°, donde ya no se encuentra *N. alpina* y termina *N. obliqua*. Por la Cordillera de la Costa empieza, del mismo modo, al sur del río Itata (36°30' sur), donde ya no se encuentra *N. glauca*, y termina en el paralelo 41° sur aproximadamente, donde se encuentran los últimos rodales de *N. obliqua* y *N. alpina*. Por el Llano Central, el límite norte se ubica aproximadamente a la altura del río Malleco y en el sur también en latitud de los 41° sur aproximadamente (Figura 10.18). El clima en esta región se caracteriza por un aumento gradual de la precipitación de norte a sur, manteniéndose una cierta influencia mediterránea hacia el norte, especialmente en el Llano Central (Figura 10.19). La disminución de la precipitación y temperatura también son ostensibles hacia Argentina (Tabla 10.8).

En el sector norte por la Cordillera de los Andes al sur del río Ñuble los bosques tienden a ser casi puros de *N. obliqua* a menores altitudes, a partir de los 400 msnm, donde se asocia naturalmente con especies esclerófilas y se encuentra hasta sobre los 1.500 msnm (Medina y Ojeda, 1972). A altitudes medias se encuentran bosques mixtos de *N. obliqua, N. alpina,* con presencia de *Laurelia sempervirens, Persea lingue* y algunas del tipo esclerófilo. También se encuentran sectores con *Austrocedrus chilensis* y *Prumnopytis andina. N. dombeyi* está presente en todas las altitudes pero domina progresivamente hacia las mayores altitudes, hasta que por los 1.500 m o más arriba se asocia con *N. pumilio,* que empieza a hacerse dominante hacia el límite altitudinal de la vegetación arbórea. Estos bosques, generalmente puros, tienen apariencia, y a veces pueden serlo, de bosques de segundo crecimiento o renovales, constituyendo parte, entonces, del subtipo renoval o bosque puro secundario. Este tipo de bosques se encuentra aproximadamente hasta la Laguna Laja, desde donde a altitudes medias y altas se introduce *Laurelia philippiana* y otras especies, constituyéndose el tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa (Figura 10.20).

Al sur del río Itata, por la Cordillera de la Costa, el tipo de bosque que se encontraba en el pasado, y que suele encontrarse excepcionalmente en sectores de la Cordillera de Nahuelbuta, era también un bosque transicional con *N. obliqua, N. dombeyi, Laurelia sempervirens, Aextoxicon punctatum, Eucryphia cordifolia, Gevuina avellana* y especies del tipo esclerófilo como *Cryptocarya alba, Lithraea caustica, Citronella mucronata* y otras (Donoso *et al.*, 1984a; Cisternas, 1989; Rocuant, 1969). Hoy día, con excepción de algunos renovales de *N. obliqua, N. alpina* y *N. dombeyi* que quedan en ambas vertientes de la Cordillera de Nahuelbuta (Tabla 10.5), esa zona de transición está totalmente cubierta por las más extensas plantaciones de *Pinus radiata* del país, las cuales se van extendiendo hacia la Cordillera de los Andes, donde también han desplazado a valiosos bosques de *Nothofagus* y otras especies de los tipos forestales Coigüe-Raulí-Tepa y Roble-Raulí-Coigüe entre los 36°30' y los 38° lat. sur (Figura 10.20). También se extienden gradualmente hacia el sur de Arauco, (38° sur) cubriendo cada vez más superficies en la Costa y Llano Central de la IX Región hasta el paralelo 39°70'

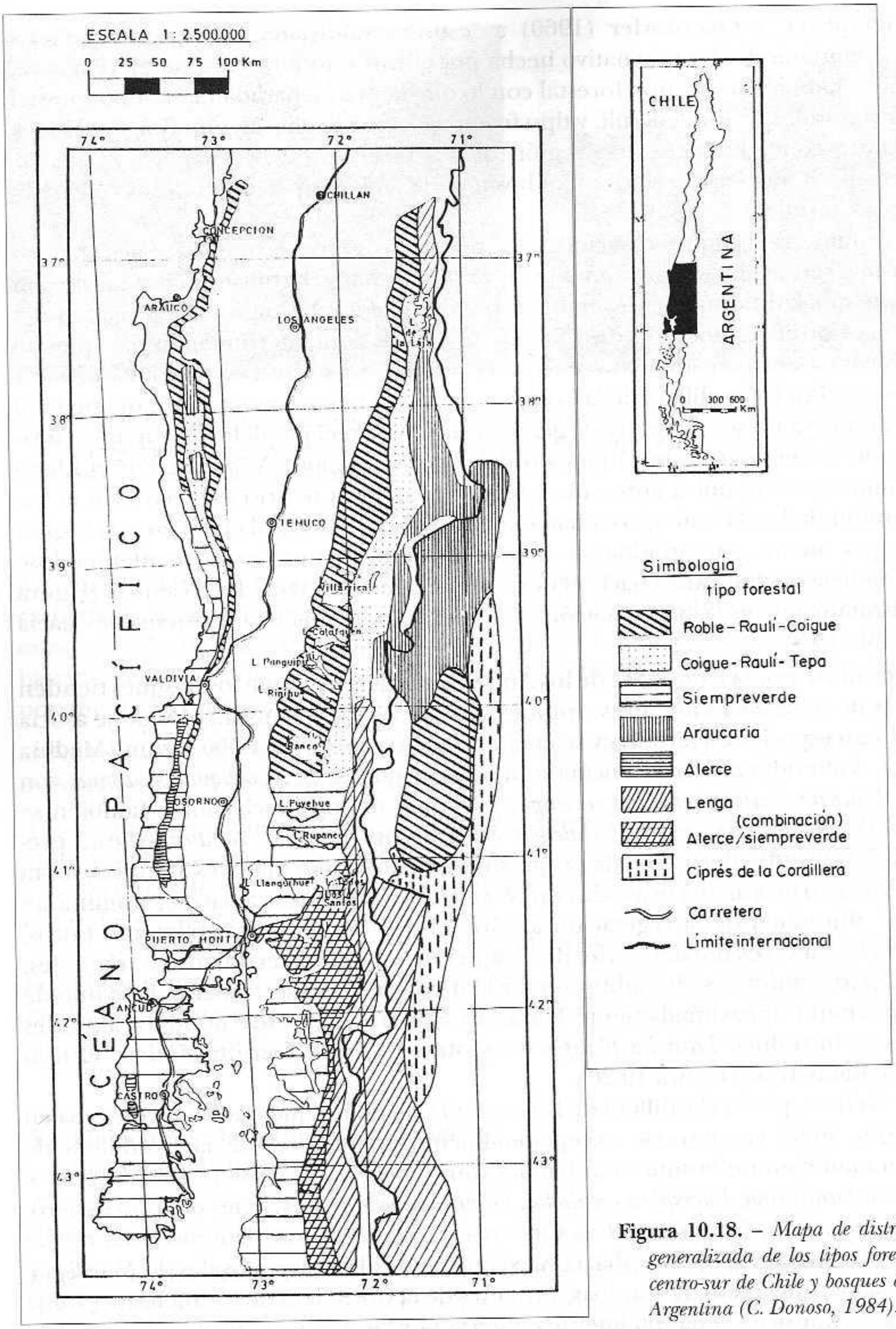

ESCALA 1: 2.500.000
0 25 50 75 100 Km
74° 73° 72° 71°
37° 38° 39° 40° 41° 42° 43°
CHILLAN
CONCEPCION
ARAUCO
LOS ANGELES
L. de la Laja
TEMUCO
Villarrica
Calafquen
L. Panguipulli
L. Riñihue
VALDIVIA
Ranco
OSORNO
L. Puyehue
L. Rupanco
L. Llanquihue
L. Todos los Santos
PUERTO MONTT
ANCUD
CASTRO
OCÉANO PACÍFICO
CHILE
ARGENTINA
0 300 600 Km
Simbología
tipo forestal
Roble - Raulí - Coigue
Coigue - Raulí - Tepa
Siempreverde
Araucaria
Alerce
Lenga
(combinación) Alerce/siempreverde
Ciprés de la Cordillera
Carretera
Límite internacional

Figura 10.18. – *Mapa de distribución geográfica generalizada de los tipos forestales de la región centro-sur de Chile y bosques correspondientes de Argentina (C. Donoso, 1984).*

sur. En toda esta región costera quedan sólo bosquetes de *N. obliqua*, especie que encuentra justamente aquí sus mejores crecimientos (Donoso *et al.*, en prensa).

En el pasado el Llano Central desde el río Malleco hasta el paralelo 41° sur aproximadamente, se desarrollaba un bosque abierto llamado Parque en su parte norte por Pisano

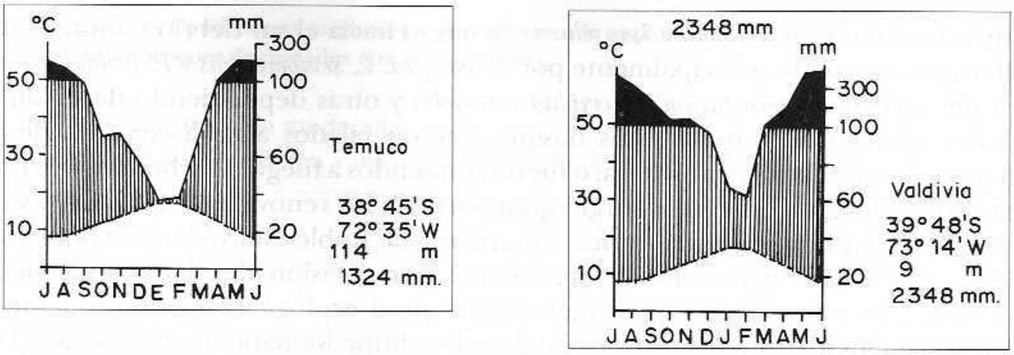


Figura 10.19. – *Diagramas ombrotérmicos de Temuco (38°45' S) y Valdivia (39°48' S) (Donoso, 1981b).*

Tabla 10.5. – Tabla de rodal de un renoval de *Nothofagus dombeyi-N. obliqua* y *N. alpina* denso, mayor de 10 m de altura media, ubicados en la ladera occidental de la Cordillera de Nahuelbuta por encima de los 700 m de altitud

Especie	Árboles/ hectárea	AB/ha (m^2)	Volumen bruto (m^3)	Diámetro medio cuadrático (cm)
Nothofagus dombeyi	398	8,82	46,86	16,80
Nothofagus alpina	767	10,36	40,49	13,11
Nothofagus obliqua	949	12,58	42,61	12,99
Gevuina avellana	472	2,57	8,24	8,32
Persea lingue	318	1,83	5,93	8,54
Luma apiculata	6	0,02	0,05	5,99
Drimys winteri	6	0,06	0,22	11,97
Lomatia dentata	17	0,21	0,79	12,58
Lomatia hirsuta	11	0,13	0,46	11,83
Dasyphyllum diacanthoides	80	0,76	2,65	11,03
Eucryphia cordifolia	34	0,10	0,30	6,23
Total	3.426	38,32	151,42	12,26

Fuente: Donoso *et al.* (1984).

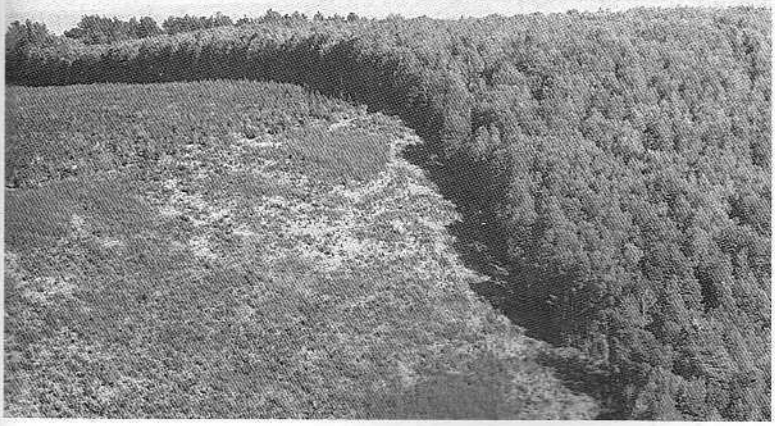


Figura 10.20. – *Bosques puros de* Nothofagus obliqua *y* N. alpina *en la zona de transición entre los tipos forestales Roble-Hualo y Coigüe-Raulí-Tepa, en la zona andina de Ñuble-Malleco. Se observa la absurda corta de estos bosques para plantar* Pinus radiata *(Fotografía tomada por el autor en 1981).*

(1954) y formación de *N. obliqua* y *Laurelia sempervirens* hacia el sur del río Cautín (Fuenzalida, 1965), caracterizado principalmente por *N. obliqua, L. sempervirens* y *P. lingue*, así como también por *Aextoxicon punctatum, Eucryphia cordifolia* y otras dependiendo de la latitud y condiciones edáficas. Casi todos estos bosques fueron talados alguna vez para despejar terrenos para la agricultura y ganadería, o fueron sometidos a fuego. Muchos de ellos fueron luego abandonados y en esas áreas surgió gran parte de los renovales de *N. obliqua* y de *N. alpina*. Sólo algunos bosques de la formación original de Roble-Laurel-Lingue permanecieron inalterados o casi inalterados, generalmente por decisión de algunos propietarios (Figura 10.21). Este tipo de bosques, muy escasos pero ecológica y científicamente muy importantes, son los identificados con el nombre de subtipo Remanentes Originales (Donoso, 1981b). Una descripción fitosociológica de ellos es realizada por Ojeda (1987), abarcando 46 rodales entre Temuco y Osorno, los cuales representan diferentes estados sucesionales más o menos avanzados.

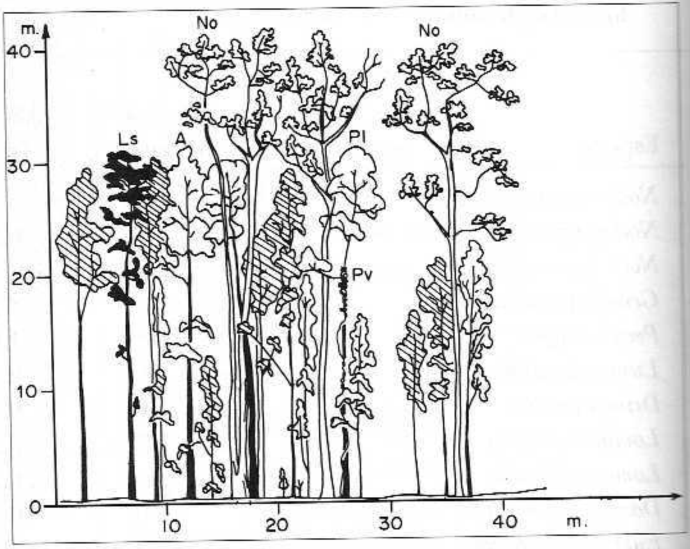


Figura 10.21. – *Perfil vertical de un remanente original de bosque en Lago Villarrica. No=* Nothofagus obliqua, *Ls=* Laurelia sempervirens, *Pl=* Persea lingue, *A=* Aextoxicon punctatum, *Pv=* Pseudopanax valdiviensis *(Veblen et al., 1979).*

En la medida que se asciende por la Cordillera de los Andes a partir de los 38° sur aproximadamente, la especie *N. obliqua* empieza a perder importancia, mientras la adquiere *N. alpina*. Lo mismo ocurre a más altura con *N. dombeyi*. Por efectos de acción humana, como ocurre con las áreas dominadas por *N. obliqua*, o por efectos alogénicos naturales de tipo catastrófico, como avalanchas de lava o barro por erupciones volcánicas, o deslizamientos de tierra por movimientos sísmicos, se desarrollan a mayores altitudes renovales de *N. alpina* o de *N. dombeyi*, que corresponden también al subtipo renovales del tipo forestal Roble-Raulí-Coigüe. Evidentemente, estos renovales estarán comúnmente en contacto o traslapados con bosques no alterados del tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa.

En todas estas situaciones será posible encontrar bosques en que ha habido diferentes niveles de extracción o de alteración, los cuales constituyen el subtipo bosques degradados del tipo forestal Roble-Raulí-Coigüe. Ejemplos de este tipo de bosques se pueden ver en la Tabla 10.6. Ellos pueden llegar a constituir bosques valiosos si se permite que la regeneración que se aprecia se desarrolle normalmente. Sin embargo, por lo general la alteración continúa por nuevas extracciones y muy significativamente por presencia constante de ganado vacuno que impide el establecimiento y crecimiento de la regeneración.

Tabla 10.6. – Condiciones originales y posteriores a la explotación que definen a bosques del subtipo bosques degradados (De Novoa, 1980).

a) Nivel de extracción moderada:
en N/ha = 6% - AB/ ha = 9% - Vol/ha = 33% - Cob/ha = 21%

Especie	Bosque original N/ha	Bosque actual N/ha	Regeneración
Nothofagus dombeyi	70	10	833
Nothofagus alpina	25	20	—
Laurelia philippiana	315	300	21.666
Saxegothaea conspicua	90	75	833
Dasyphyllum diacanthoides	20	20	—
Total	520	425	23.332

b) Nivel de extracción fuerte:
en N/ha = 63% - AB/ha = 47% - Vol/Ha = 80% - Cob/Ha = 64%

Especie	Bosque original N/ha	Bosque actual N/ha	Regeneración
Nothofagus obliqua	15	—	833
Eucryphia cordifolia	15	—	5.833
Laurelia philippiana	15	5	—
Aextoxicon punctatum	205	95	3.333
Persea lingue	20	—	5.000
Total	270	100	14.999

En los últimos años, la mayor parte de estos bosques degradados están siendo calificados por los profesionales de las empresas, los consultores y contratistas y, los propios funcionarios del Estado, como bosques sin valor económico y sin posibilidades de manejo, lo que es causal suficiente para que se talen, se quemen y luego se sustituyan por plantaciones, generalmente de *Pinus radiata* o de *Eucalyptus globulus.*

Los bosques de *Nothofagus obliqua, Nothofagus alpina* y *Nothofagus dombeyi* del sector argentino poseen características especiales derivadas de una diferente condición medioambiental. Su distribución comparada con la que ocurre en el lado occidental de la Cordillera de los Andes se muestra en la Tabla 10.7. Estos bosques son especialmente importantes en la región de los Parques Nacionales Lanín y Nahuelhuapi (Figura 10.22).

La variación en precipitación y temperaturas bajo las cuales se desarrollan estas especies es considerable (Tabla 10.8). En los Andes argentinos, con un sustrato volcánico similar al de los Andes chilenos se produce una disminución de la precipitación por efecto sombra de lluvia que la hace similar al Llano Central de Chile a la misma latitud o a los Andes chilenos mediterráneos. A estos últimos se asemeja incluso en cuanto al porcentaje de la precipitación caída en el período vegetativo. Además, hay en ambas situaciones un período importante con nieve.

Estas características comunes pueden ser probablemente determinantes de la condición de bosques muy puros tanto en los Andes mediterráneos como en los argentinos, donde el efecto biombo climático está igualando ciertas condiciones medioambientales y restringiendo al mismo tiempo el desarrollo de las tolerantes propias de los bosques meridionales del

Tabla 10.7. – Distribución geográfica de *Nothofagus alpina, N. obliqua* y *N. dombeyi.*

Especie		Cord. Costa	Llano Central	Andes chilenos	Andes argentinos
Nothofagus alpina					
	Desde	36°	—	35°	39°20'
	Hasta	40°20'	—	40°30'	40°20'
Nothofagus obliqua					
	Desde	33°	37°30'	34°40'	36°50'
	Hasta	41°30'	41°30'	41°30'	40°15'
Nothofagus dombeyi					
	Desde	35°30'	38°	34°40'	38°30'
	Hasta	47°	41°40'	47°	44°

Fuente: Información propia del autor.

sur chileno. Sin embargo, el factor temperatura media y en especial la mínima media, que son muy inferiores en Argentina, puede ser un factor determinante de características adaptativas que podrían establecer la ocurrencia de interesantes ecotipos de los *Nothofagus*, adaptados a bajas temperaturas (Destremau, 1986; Donoso, 1987). La alta frecuencia y densidad de *Chusquea culeou* (Colihue o Caña) es una importante diferencia también con los bosques mediterráneos; esta especie es propia de los bosques chilenos de altura a la misma

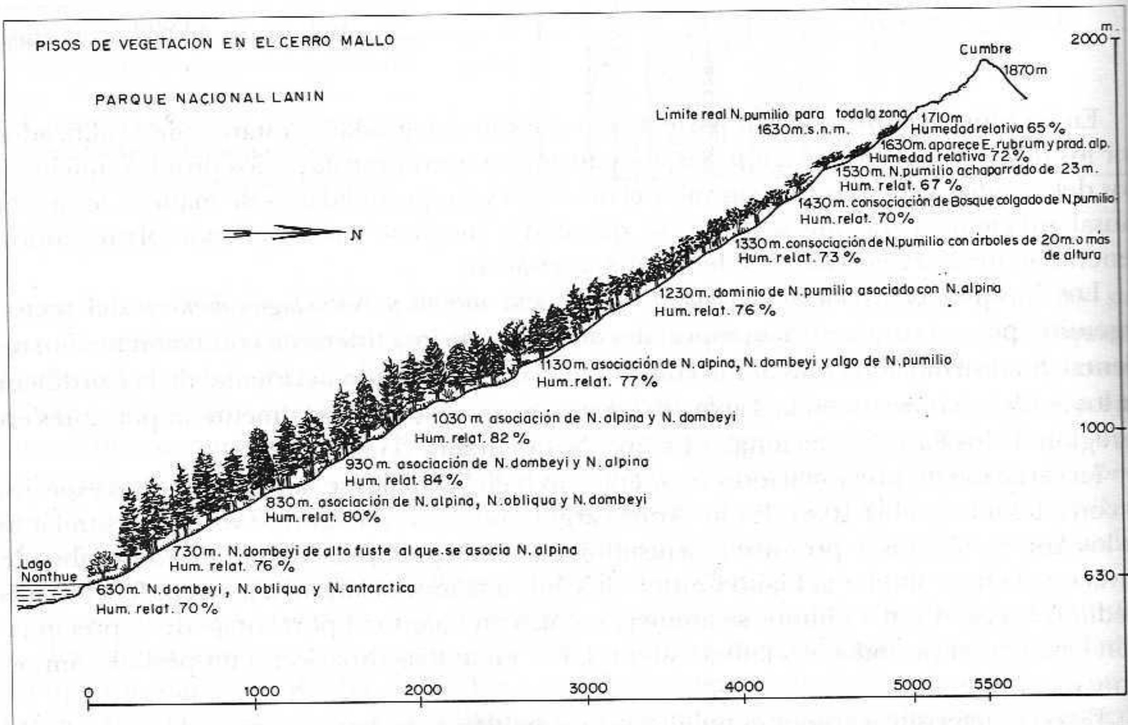

PISOS DE VEGETACION EN EL CERRO MALLO
PARQUE NACIONAL LANIN
N
Cumbre
1870m
m.
2000
Limite real N.pumilio para toda la zona
1630m.s.n.m.
1710m
Humedad relativa 65 %
1630m. aparece E. rubrum y prad. alp.
Humedad relativa 72 %
1530m. N.pumilio achaparrado de 23m.
Hum. relat. 67 %
1430m. consociación de Bosque colgado de N.pumilio
Hum. relat. 70%
1330m. consociación de N.pumilio con árboles de 20m. o más de altura
Hum. relat. 73 %
1230m. dominio de N.pumilio asociado con N.alpina
Hum. relat. 76 %
1130m. asociación de N. alpina, N. dombeyi y algo de N.pumilio
Hum.relat. 77 %
1030 m. asociación de N. alpina y N. dombeyi
Hum. relat. 82 %
1000
930 m. asociación de N.dombeyi y N. alpina
Hum. relat. 84 %
830m. asociación de N.alpina, N.obliqua y N.dombeyi
Hum. relat. 80%
730m. N.dombeyi de alto fuste al que se asocia N. alpina
Hum. relat. 76 %
Lago Nonthue
630
630m. N.dombeyi, N. obliqua y N. antarctica
Hum. relat. 70 %
0
1000
2000
3000
4000
5000
5500

Figura 10.22. – *Transección altitudinal desde el Lago Nonthué hasta el límite de la vegetación arbórea, en el Parque Nacional Lanín, en Argentina, mostrando la variación de los bosques puros de* Nothofagus *del sector oriental andino. (Según Dimitri, 1962).*

Tabla 10.8. – Información climática general comparada con diferentes áreas de la distribución en Chile y Argentina de las especies *Nothofagus obliqua, N. alpina* y *N. dombeyi.*

					Temperaturas		°C
Sector	Latitud Sur	Altitud (msnm)	Precip. anual (mm)	% Pp. de octubre-marzo	Media	Máx. Media	Mín. Media
Costa	33°	700-2000	700	12	14,3	21,8	6,7
Andes	35°	700-1300	1.400	15	13,5	16,8	6,1
Andes	37°	650-1300	2.000	20	13,4	18,6	5,5
Costa	38°	700-1000	1.900	25	12,6	19,7	7,2
Andes	38°	600-1000	3.500	30	12,0	—	—
Ll. Central	38°	100- 200	1.300	25	12,0	17,2	7,6
Costa	40°	200- 900	2.500	30	12,5	17,1	6,0
Andes	40°	600- 900	5.000	30	10,3	14,7	5,7
Ll. Central	40°	20- 100	1.500	25	—	—	—
Andes Arg.	40°	600-1000	1.900	20	9,6	—	3,9
Costa	42°	50- 100	2.500	30	10,6	13,4	7,1
Andes	44°	100-1000	5.000	30	7,6	12,4	4,2
Costa	45°	10- 50	3.000	30	9,0	12,7	5,6

Fuente: Información obtenida por el autor de varias fuentes.

latitud y probablemente un indicador de las bajas temperaturas relativas. Todos estos antecedentes son muy importantes en el análisis de la dinámica de estos bosques argentinos.

El tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa, dentro de cuyo rango de distribución se ubican, por efectos catastróficos naturales o antrópicos, renovales o bosques degradados correspondientes al tipo forestal Roble-Raulí-Coigüe, empieza por el norte donde hace su aparición, junto a *N. dombeyi* y *N. alpina*, la especie *Laurelia philippiana* (Tepa). Ello ocurre aproximadamente a la latitud de los 37º30' sur, especialmente en la Cordillera de los Andes y un poco más al sur en la Cordillera de la Costa (Nahuelbuta) (Figura 10.23). Hacia el sur se pone fin a la presencia de este tipo forestal donde termina la presencia de *N. alpina* por la Cordillera de los Andes, lo cual se produce al sur del Lago Ranco (40º20' sur aproximadamente). Por la Cordillera de la Costa el tipo forestal se encuentra en algunos sectores en la Cordillera de Nahuelbuta, y en partes de la Cordillera de la Costa, pero escasamente. Es posible que hoy día ya no sea posible encontrar estos bosques en la Cordillera de la Costa de la Región de la Araucanía, porque han sido sustituidos por plantaciones de *Pinus radiata* y terrenos abiertos para cultivos agrícolas y ganadería.

Dentro del continuum altitudinal, se puede decir que este tipo forestal se presenta por encima de la altitud en que *Nothofagus obliqua* empieza a desaparecer de la comunidad forestal, hasta la altitud donde empiezan a desaparecer *N. alpina* y *L. philippiana*, y aparece en cambio *N. pumilio*. Tanto la altitud inferior como la superior disminuyen de norte a sur, ubicándose la primera entre los 650 y 600 m, y la segunda entre los 1.000 y los 900 msnm, en la Cordillera de los Andes.

El tipo forestal se caracteriza principalmente por la presencia constante de las tres especies en toda su distribución. La variación del tipo forestal de norte a sur se describe y

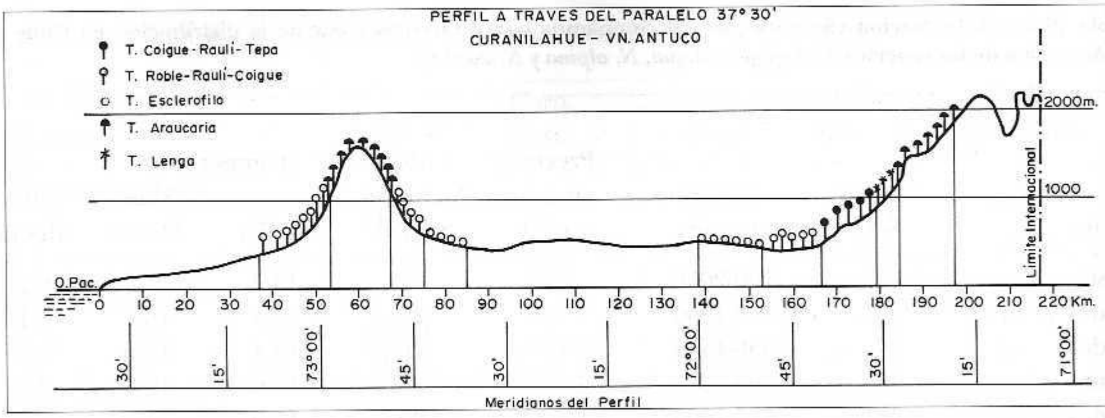


Figura 10.23. – *Perfiles transversales mostrando los tipos forestales que ocurren en Paralelo 37°30' sur, donde empiezan Coigüe-Raulí-Tepa y Araucaria y está terminando el Esclerófilo (Donoso, 1981b).*

discute en Donoso *et al.* (1985). Es evidente en todo caso que hay variaciones en la composición florística y en los parámetros que definen la estructura de los bosques según la latitud, la altitud y la exposición, y que la presencia de *N. dombeyi, N. alpina* y *L. philippiana* es constante y caracteriza muy bien al tipo forestal. Un estudio de variación florística altitudinal en estos bosques se encuentra en Gajardo y Serra (1979).

Este tipo forestal está descrito por Pisano (1954) y Fuenzalida (1965) como Selva valdiviana de la Costa y Selva valdiviana Andina. En esa clasificación está claramente confundido con los bosques siempreverdes que se extienden más al sur. La tipología forestal vigente (Donoso, 1981b) ha estimado conveniente separarlos porque son florística y silviculturalmente muy diferentes. El concepto de valdiviano que se da a veces indistintamente a estos dos tipos de bosque no tiene otra connotación que la de ubicación geográfica, pero constituye más bien una causa de confusión.

Dinámica

Aspectos de la dinámica del bosque, como son los modelos de desarrollo de los rodales y su relación con los procesos sucesionales han sido estudiados en estos tipos forestales para renovales de *Nothofagus obliqua* y *N. alpina* (Puente *et al.*, 1979, 1980), para renovales de *N. alpina* y *N. dombeyi* (Veblen, 1985a; Veblen *et al.* 1989), para remanentes originales del tipo forestal Roble-Raulí-Coigüe (Veblen *et al.*, 1979b; Álvarez, 1982), para bosques de media altitud hasta el límite altitudinal superior del tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa (Wilhelm, 1968; Rosenfeld, 1972; Espinoza, 1972; Medina y Ojeda, 1972; Brum, 1975; Burschel *et al.*, 1976; Veblen y Ashton, 1978; Veblen *et al.*, 1980; Veblen *et al.*, 1981; Veblen, 1982, 1985 a y b; Henríquez, 1985; Uebelhoer, 1984).

Si se sigue la teoría clásica de la sucesión, de acuerdo con la cual el término de ella está representado por una comunidad clímax de especies tolerantes capaces de autorremplazarse, estableciéndose bajo su propio dosel y perpetuando de ese modo a la comunidad en una condición de equilibrio dinámico, los bosques de la región que se está tratando deberían, en general, estar dominados por las especies tolerantes o semitolerantes *Laurelia sempervirens, Persea lingue, Aextoxicon punctatum* en las altitudes más bajas, y *Laurelia philippiana, Saxegothaea conspicua* y *Dasyphyllum diacanthoides* en las altas o intermedias. Estarían fuera de estas situaciones los bosques de *Nothofagus* del sector argentino y los de las zonas transicionales al sur de los ríos Itata y Ñuble, como ya fue mencionado.

Sin embargo, la simple observación de los bosques andinos de la región centro-sur de Chile, permite verificar que en ellos no se cumple la teoría clásica, puesto que están dominados por las especies de *Nothofagus*. Veblen y Ashton (1978) establecieron la hipótesis de que en las altitudes medias y bajas de los Andes sur-centrales de Chile, es decir, bajo los 1.000 msnm, los bosques dominados por *Nothofagus* representan etapas sucesionales tempranas e intermedias, que derivan de la destrucción de los bosques originales por fenómenos catastróficos. Estos fenómenos, referidos a alteraciones derivadas de factores alogénicos, tales como deslizamientos de tierra o erupciones volcánicas, que afectan por lo menos a un cuarto de hectárea (Harper, 1977), impiden el remplazo de los *Nothofagus* por especies tolerantes, tales como *Aextoxicon punctatum* en las áreas de bajas altitudes y *Laurelia philippiana* en las altitudes medias. Si no ocurrieran estas alteraciones exógenas masivas, las especies tolerantes remplazarían a las intolerantes de *Nothofagus*.

Las evidencias que sostienen a esta hipótesis son las siguientes:

a) La frecuencia histórica de alteraciones exógenas de gran escala, derivadas de numerosos terremotos que desencadenaron extensos deslizamientos de tierra (1575, 1737, 1837, 1907, 1960), así como las lluvias de cenizas e incendios naturales asociados con erupciones, cuya frecuencia en la región es altísima (Tabla 10.9), y también tormentas de viento que de distintas maneras alteraron masivamente a la vegetación. Todos estos fenómenos representan una frecuencia relativamente alta en relación con la longevidad de los *Nothofagus* que superan, en general, los 400 años (Veblen y Ashton, 1978; Veblen *et al.*, 1980; Veblen *et al.*, 1981; Veblen, 1985a; Veblen y Donoso, 1987).
b) La colonización rápida de los sitios alterados manifestada por abundancia de plántulas y brinzales, por *Nothofagus obliqua*, y a veces *Eucryphia cordifolia* y *Weinmannia trichosperma* en áreas de bajas altitudes, y por *N. alpina* y *N. dombeyi* en áreas de altitudes medias. Por el contrario, las especies tolerantes no se encontraban en estos sitios.

Tabla 10.9. – Erupciones volcánicas registradas en la región correspondiente a los tipos forestales Roble-Raulí-Coigüe y Coigüe-Raulí-Tepa, durante tiempos históricos.

Volcán	Latitud Sur	Longitud oeste	Años en que ocurrieron
Antuco	37°24'	71°22'	1752; 1820; 1929; 1952-53-61
Lonquimay	38°22'	71°35'	1853; 1887-89; 1988
Llaima	34°42'	71°42	1640; 1852-62-66, 76, 87, 89, 95, 96, 1903-12, 17, 27, 41, 55, 57, 79
Villarrica	39°25'	71°57'	1822; 69, 74, 83; 1918, 20, 58, 59, 71, 8
Choshuenco	39°55'	72°03'	1864; 1869; 1893; 1907
Carrán	40°21'	72°06'	1955; 1979
Riñihue	40°22'	72°06'	1907
Puyehue	40°35'	72°08'	1907; 1921-1922; 1926; 1960 -
Osorno	41°06'	72°30'	1719; 1790; 1835
Calbuco	41°20'	72°37'	1837-38; 1917; 1929; 1961

Fuente: Casertano (1903); Veblen (1985a); información personal del autor.

c) La verificación cuantitativa y gráfica de que la estructura típica de estos bosques estaba caracterizada por pocos individuos de grandes diámetros de *Nothofagus* y por abundantes individuos de todas las clases de tamaño de las especies tolerantes a la sombra (Veblen y Ashton, 1978; Veblen, 1985a; Veblen y Donoso, 1987).

BOSQUES DE TIERRAS BAJAS DOMINADOS POR *NOTHOFAGUS OBLIQUA*

Las crónicas y antecedentes históricos indican que a la llegada de los conquistadores españoles a la región central-sur de Chile, o región de Los Lagos, había aquí una población de indígenas llamados "huilliches" (gente del sur), de alrededor de un millón de personas, es decir, una cifra similar a la de hoy día. Estos indígenas habían desarrollado praderas de pastoreo con un tipo de guanaco llamado "chilihueque", tierras agrícolas y poblados, lo que había significado la eliminación de bosques en esas áreas. Posteriormente los españoles abandonaron esas tierras y se produjo un proceso de recuperación de ellas por parte del bosque, es decir, un proceso de sucesión vegetal (Berninger, 1929; Mayer, 1955; Donoso, 1983). Ello se pudo comprobar posteriormente con la llegada de los alemanes durante la colonización iniciada en 1856. Ellos encontraron bosques que en ese momento tenían alrededor de 300 años de edad, comprobados a través de conteos de anillos de los grandes árboles de *N. obliqua* de los bosques que nuevamente talaron para campos de cultivo y para ganadería. Es decir, esos bosques habían iniciado su establecimiento en el siglo XVI, cuando fueron eliminados o expulsados los huilliches de esas tierras. Mayer (1955) indica, como comprobación de este hecho, que en los densos bosques que encontraron los colonos había manzanos, que no podían ser sino producto de plantación efectuada por los españoles en las tierras que en ese momento estaban despejadas.

Como se señalara poco más atrás, después de la colonización alemana del sur y suizo-italiana poco más al norte, los bosques ubicados especialmente bajo los 600 m de altitud, fueron casi totalmente eliminados a través de la cosecha forestal y de la habilitación de terrenos agrícolas y uso del fuego.

En el período comprendido entre 1930 y 1970 aproximadamente, hubo una intensa explotación de estos bosques y de los de *N. alpina* de las áreas más bajas de su distribución altitudinal. El abandono posterior de estos sitios y la ventaja que da el efecto del fuego sobre la regeneración a las especies de *Nothofagus* en relación con las especies asociadas (Veblen, 1985), permitieron el desarrollo de numerosos y a veces extensos bosques de segundo crecimiento o renovales de estas especies. En 1980 se encontraban renovales de estas especies puros o mixtos, entre 10 y 50 años de edad (Puente *et al.*, 1979 a y b; Puente *et al.*, 1980). Los análisis y descripciones de renovales de esta región efectuados por Puente y colaboradores destacan la diferente adaptabilidad de ambas especies a las variaciones medioambientales, las diferencias en la cantidad y desarrollo de las especies tolerantes que se van asociando gradualmente al renoval, y las diferencias atribuibles a la condición de monte alto (reproducción sexual) o monte bajo (reproducción vegetativa). Se destacan también las diferencias entre rodales de distintas exposiciones y distintas altitudes.

El desarrollo de renovales de *N. obliqua* y *N. alpina* puros y sin alteración posterior se observa en la Figura 10.24. Este desarrollo sigue aproximadamente los patrones señalados por Ford (1975), Mohler *et al.* (1978) y Veblen (1985a) para rodales coetáneos, los que una vez establecidos poseen gran cantidad de individuos jóvenes y van desarrollando con el tiempo una distribución de frecuencias de clases de tamaño de tipo curva de campana sesgada negativa o positivamente que se aproxima gradualmente a la normalidad. Estos rodales coetáneos consisten en árboles que se establecen a lo largo de varios años. En el caso

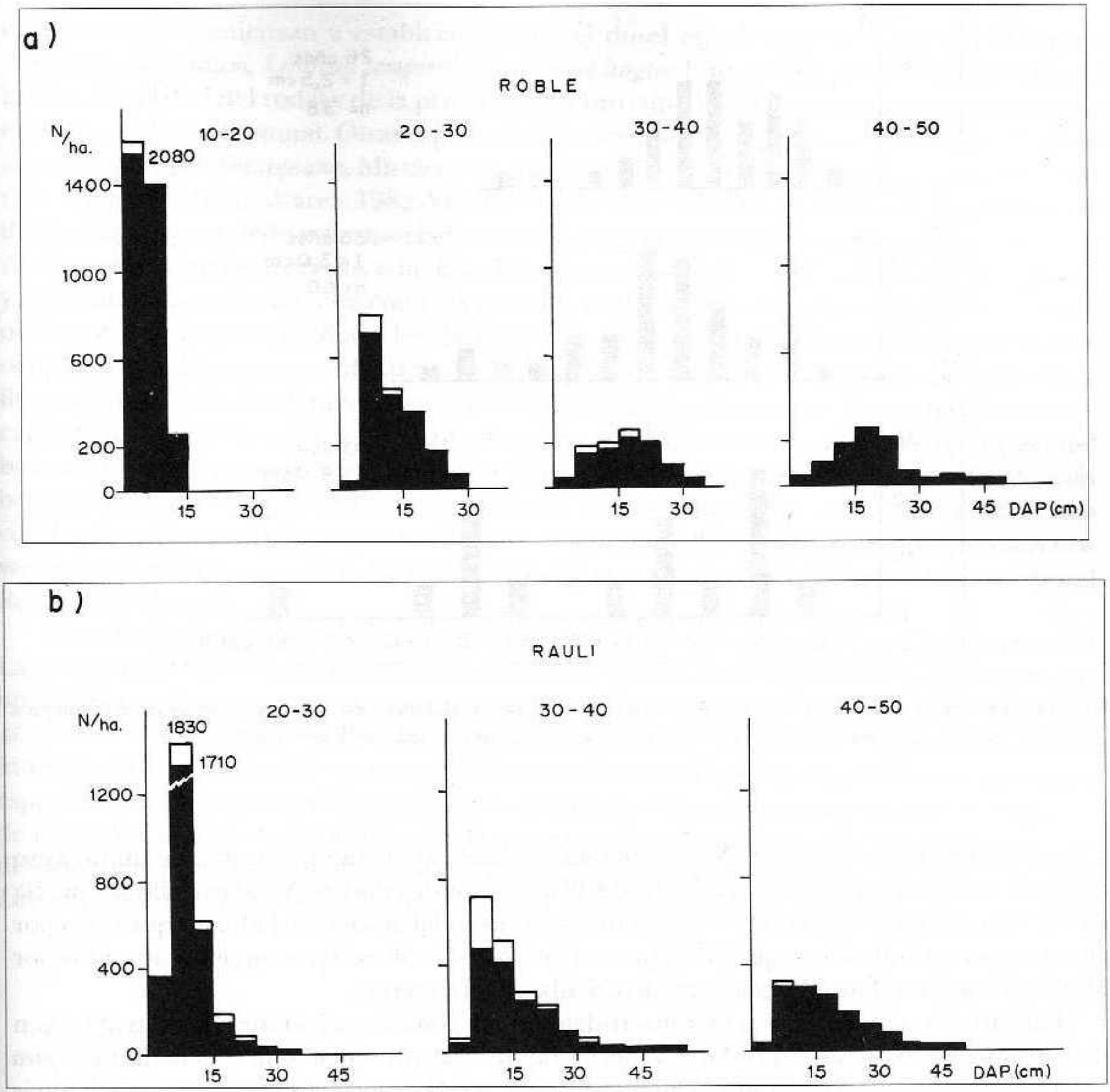


Figura 10.24. – *Evolución de la distribución diamétrica de renovales de* N. obliqua a) *y* N. alpina b) *de la región central-sur de Chile entre los 10 y los 50 años de edad (De Puente et al., 1979).*

de *N. obliqua* y *N. alpina* se verifica que después de tala rasa o fuego, el establecimiento ocurre en un período de 10 años, tanto a partir de plántulas de semillas como de reproducción vegetativa desde los tocones (Puente *et al.*, 1979, 1980; Veblen 1985a).

La Figura 10.24 refleja la diferencia en tolerancia de ambas especies. Efectivamente, está demostrado que *N. alpina* es algo más tolerante que *N. obliqua* (Müller-Using y Schlegel, 1981; Read y Hill, 1985a). Mientras la distribución de frecuencias de las clases de tamaño adquiere una curva muy próxima a la normal a los 30 - 40 años de edad en *N. obliqua*, a esa edad *N. alpina* todavía tiene una curva muy sesgada a la derecha (positiva) y todavía ocurre lo mismo entre los 40 y 50 años. Esto significa que los individuos jóvenes logran establecerse o permanecer mucho tiempo bajo el dosel de los de mayor tamaño en los rodales de *N.*

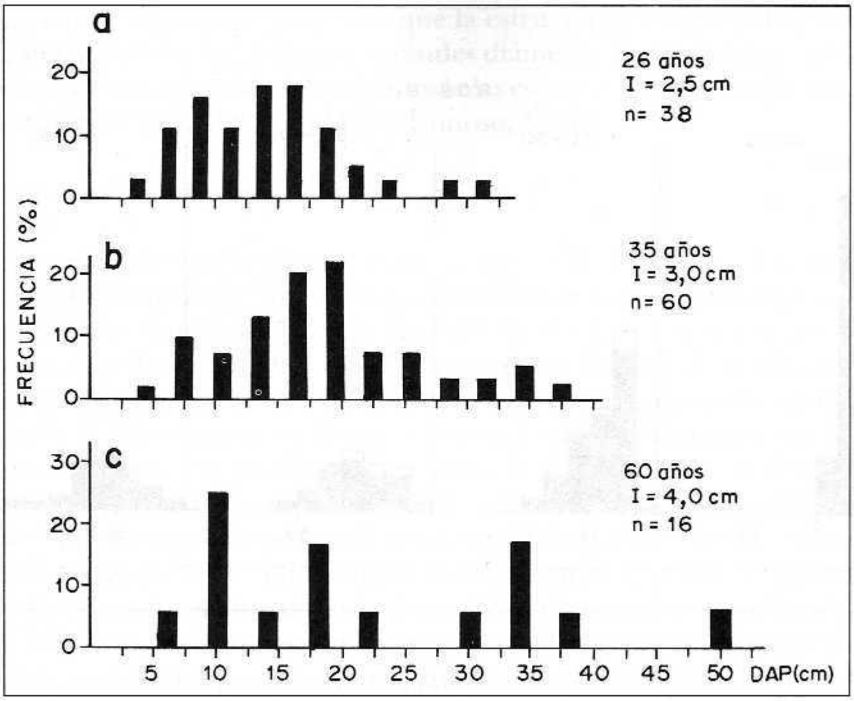


Figura 10.25. – *Rodales de* N. alpina *en que se aprecia la tendencia a bimodalidad, en* a) *por efecto de presencia de* Chusquea spp. *y en* b) *y* c) *por efecto de edad y tolerancia relativa de la especie (Tomado de Veblen, 1985a).*

alpina, mientras que en los de *N. obliqua* mueren más rápidamente a través de un proceso conocido como autorraleo. En un rodal de 40 a 50 años de edad de *N. obliqua* ello se aprecia en terreno, donde el silvicultor se encuentra con un rodal auto-manejado, en que salvo por algunos escasos individuos que compiten en las copas o raíces o por aquellos atacados por *Holopterus chilensis*, hay muy poco que hacer silviculturalmente.

Las situaciones y evolución de estos rodales pueden sufrir variaciones debidas al origen de tocón o por semillas del rodal y, especialmente, a la presencia o ausencia de *Chusquea quila* o *Chusquea culeou* en el piso. Cuando esto ocurre la especie arbórea tiene mucha más dificultad para establecerse y la evolución será más lenta por consiguiente, lo que hará difícil que sigan los patrones indicados. En estos casos y también a medida que el rodal se hace más viejo, se observa la tendencia a que se desarrolle una curva de distribución bimodal, cuya detección depende de la selección de un número determinado de clases de tamaño iguales para el análisis. Esta bimodalidad se debe, al parecer, a la formación de una subpoblación de grandes árboles, separada de otra de árboles pequeños (Figura 10.25). Los árboles de mayor tamaño han ganado esta competencia porque se han establecido poco antes o porque han crecido en mejores condiciones de micrositio o con mejor espaciamiento o área aprovechable (Ford, 1975; Veblen, 1985a). Esta distribución bimodal puede ocurrir con mayor facilidad cuando la especie es más tolerante y su mortalidad es menos dependiente de la densidad. Sin embargo, en una especie en que esta dependencia es mayor, como *N. obliqua*, también se observa una tendencia a la bimodalidad por efectos de la edad del rodal (Figura 10.24).

En las tierras bajas, dominadas por *N. obliqua*, a medida que el renoval va aumentando de edad y evolucionando hacia un bosque coetáneo con una distribución poblacional con curva normal, comienzan a establecerse bajo el dosel especies tolerantes, especialmente *Aextoxicon punctatum, Laurelia sempervirens* y *Persea lingue*. Ello puede variar dependiendo de la latitud y altitud del rodal y de la proximidad a otro tipo forestal que puede significar estar en una condición ecotonal. Otras especies tolerantes que se encuentran pueden ser *Gevuina avellana, Laurelia philippiana,* Mirtáceas y algunas coníferas Podocarpáceas y otras especies (Puente *et al.*, 1979a; Álvarez, 1982; Veblen *et al.*, 1979). A medida que envejece la población de *N. obliqua* que puede estar asociada a veces a algunos individuos invasores originales de *N. dombeyi* y *Eucryphia cordifolia,* e incluso *Weinmannia trichosperma,* la curva normal se aplana y se desplaza hacia la derecha con los grandes y viejos árboles. Los espacios de la izquierda de la curva, que corresponden a las clases de tamaños o clases de edad menores, van siendo ocupados por las especies tolerantes, que ocupan los doseles intermedios e inferiores. Al llegar al estado adulto, algunas tolerantes alcanzan los doseles intermedios y superiores y son capaces de producir semillas que pueden germinar y establecer plantas en el piso del bosque. En un largo proceso sucesional se llega a una etapa avanzada correspondiente a un bosque que en este momento puede alcanzar a los 400 años de edad y que está en una condición próxima al clímax o "steady state" (Figuras 10.26 y 10.21). Estos bosques son hoy verdaderos relictos y se han llamado "Remanentes originales" dentro del tipo forestal Roble-Raulí-Coigüe.

Uno de los escasos bosques de este tipo es el del predio "Flor del Lago" muy cerca del Lago Villarrica sobre suelo de cenizas volcánicas. La dinámica regenerativa y las estrategias utilizadas por las especies están descritas en un trabajo realizado en ese bosque (Veblen *et al.*, 1979). De la Figura 10.26 se colige un estrato emergente de *N. obliqua* formado por individuos de 40 a 42 m de altura, que sobresalen hasta 10 m por sobre el dosel de las demás especies, todas siempreverdes. Junto a estos emergentes se ubican también varios ejemplares de *Eucryphia cordifolia* de 35 a 40 m de altura y muy escasos individuos de *N. dombeyi.* El dosel de dominantes y subdominantes está formado por *Aextoxicon punctatum, Persea lingue* y *Laurelia sempervirens,* de 30 m de altura. En el dosel inferior se desarrollan arbustos más o

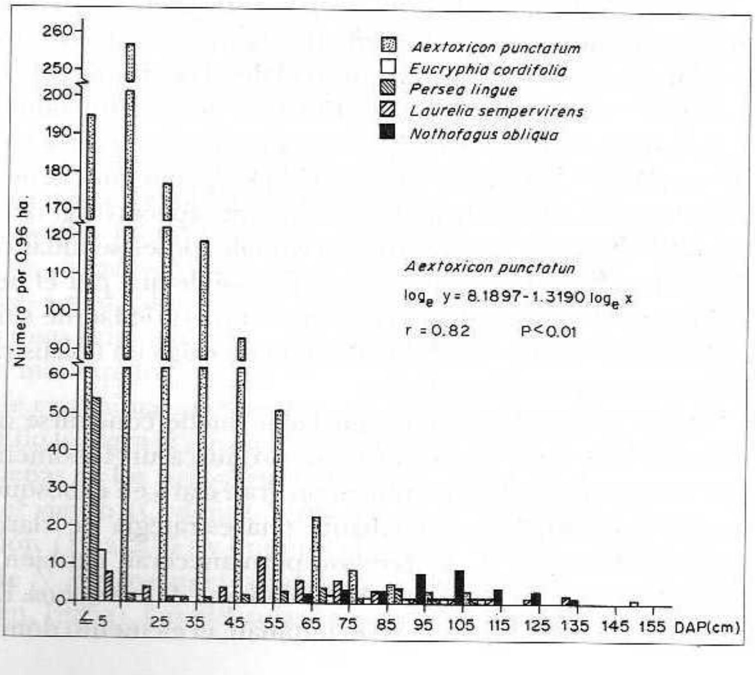


Figura 10.26. – *Diagrama que muestra la estructura de clases de tamaño de un remanente original ubicado a 250 msnm en Villarrica y la aplicación de la función de poder para* Aextoxicon punctatum *(De Veblen et al., 1979).*

menos dispersos y varias especies de trepadoras. En los sectores más iluminados, como son los bordes del bosque y los claros, surgen manchas de *Chusquea quila*, especie de bambú que trepa por las copas de los árboles. Como se aprecia en la Figura 10.26 *N. obliqua* está representado sólo por los grandes individuos, de por lo menos 50 cm de Dap, formando una curva normal aplanada desplazada a la derecha, porque la especie no está regenerando en el interior del bosque desde hace un tiempo. En el otro extremo se encuentra *Aextoxicon punctatum*, especie que está regenerando en forma continua, lo que se manifiesta en la curva de J inversa de su distribución diamétrica, la que está descrita con un significativo coeficiente de correlación por la función de poder de Hett y Loucks (1976). La distribución diamétrica que poseen *Persea lingue* y *Laurelia sempervirens*, muestra que ellas están representadas en todas las clases de edad, pero las jóvenes plantas, menores de 5 cm de Dap tienen éxito relativo, reflejando en las clases de diámetro hacia la derecha en la Figura 10.26, que aunque las especies regeneren, esta regeneración es intermitente o irregular, y no se produce en un proceso continuo y con la potencia con que ocurre en *A. punctatum*. *Eucryphia cordifolia* está regenerando con más dificultades aún, como lo refleja el hecho que no se encuentran individuos en las clases de diámetro intermedias.

En una serie de claros muestreados en el bosque se pudo constatar que *N. obliqua*, especie relativamente intolerante a la sombra, en todos no se encontraba a nivel de plantas establecidas, aunque sí se hallaron algunas plántulas. Se encuentra en abundancia, en cambio, fuera de los límites del bosque o en áreas alteradas, como se comprobó también en un estudio similar efectuado en el predio San Martín, de la U. Austral de Chile (Álvarez, 1982). *E. cordifolia*, al igual que *N. obliqua* es una especie capaz de invadir áreas abiertas lo que consigue gracias a su semilla alada dispersada por el viento y a su tolerancia intermedia que le permite crecer con un nivel de luminosidad alto, siempre que tenga buena humedad (Silva, 1985). Esta especie es capaz de regenerar vegetativamente, desde las raíces, de modo que aparece como planta joven en los claros, pero son pocos los individuos que logran llegar a la condición de brinzal (≥ 2 m de altura y < 5 cm de Dap) porque no tienen suficiente luz (Tabla 10.10).

Sólo en claros mayores podrá entonces establecerse un nuevo individuo dentro del bosque. *Persea lingue* y *Laurelia sempervirens* regeneran también principalmente en claros en el dosel producidos por la caída de algún árbol, mientras que de las pocas plántulas que logran aparecer de las semillas bajo el dosel continuo o copas de los árboles, rara vez alguna es capaz de establecerse (Tabla 10.10). *L. sempervirens* también es capaz de regenerar desde la base de los tallos. *A. punctatum* es capaz de establecerse tanto en claros como bajo las copas de los árboles, pero tiene más éxito en los pequeños claros (Tabla 10.10). Las semillas de *P. lingue* y *A. punctatum*, drupas carnosas, son capaces de germinar muy bien en la hojarasca del piso del bosque. *L. sempervirens*, en cambio, posee semillas con pelos, muy livianas, que caen en copos sobre el piso del bosque. Es posible que por el hecho de ser anemócoras puedan aumentar sus posibilidades de caer en una variedad de sitios, pero el tipo de semilla hace que aumenten las probabilidades que no caiga en un sustrato adecuado, donde se puedan poner en contacto con el piso.

Con las consideraciones señaladas puede concluirse que *N. obliqua* tenderá a desaparecer de este bosque, salvo que se produzca un fenómeno que provoque una gran área abierta, como puede ser también un gran claro en el bosque. *E. cordifolia* podrá permanecer con algunos individuos mediante una estrategia de claros, si éstos son suficientemente grandes. *P. lingue* y *L. sempervirens* permanecerán también con mayor probabilidad que *E. cordifolia*, pero con menor probabilidad que *A. punctatum*. Esta última especie constituiría, si no hay factores exógenos que lo impidan, el elemento dominante de la estructura del rodal.

Tabla 10.10. – Número de plántulas por hectárea (< 2 m de altura) y de brinzales por hectárea (≥ 2 m de altura y < 5 cm de Dap) de las especies arbóreas de un remanente original, encontradas bajo el dosel y en claros > 29 m^2 y < 54 m^2 ocurridos en el bosque (De Veblen *et al.*, 1979).

Especie	Bajo dosel continuo		En claros del dosel	
	Plántulas	Brinzales	Plántulas	Brinzales
Aextoxicon punctatum	49.200	203 ± 92	356.000	769 ± 303
Persea lingue	17.600	56 ± 36	16.000	705 ± 343
Eucryphia cordifolia	800	15 ± 11	2.000	311 ± 174
Laurelia sempervirens	400	8 ± 7	1.600	330 ± 330
Nothofagus obliqua	—	—	2.400	—
Nothofagus dombeyi	—	—	400	—

Fuente: Veblen *et al.* (1979).

asociado en mayor o menor medida con *P. lingue* y *L. sempervirens*, e individuos ocasionales de *E. cordifolia* y *N. obliqua*. En tal caso se puede decir que el bosque ha llegado a una condición de clímax o equilibrio dinámico, según la teoría sucesional clásica.

Bosques de altitudes medias dominados por *Nothofagus dombeyi* y *Nothofagus alpina*

Durante el siglo xx especialmente y gatillada de modo importante por la entrega de concesiones de las Reservas Forestales creadas en las áreas forestales cubiertas por los bosques de Coigüe-Raulí-Tepa y Araucaria, en la Cordillera andina de la región central-sur de Chile, se inició la extracción indiscriminada de madera de esos bosques. A ella se unieron incendios forestales de gran magnitud por la década de 1950 (Donoso, 1983). Las consecuencias de disminución del recurso forestal, destrucción del paisaje, erosión y embancamiento de ríos fueron muy conocidas.

Pero como se señalara anteriormente, a estos efectos alogénicos desencadenados por el hombre, especialmente en el último siglo, se unen las alteraciones naturales de tipo catastrófico señaladas por Veblen y Ashton (1978), Veblen (1985) y Veblen y Donoso (1987), que explican la dominancia de los *Nothofagus* en estos bosques. Esto se aprecia más claramente en las laderas de altitudes medias de esta cordillera, donde domina *N. dombeyi* en conjunto con *N. alpina*.

Las grandes alteraciones más comunes en esta región, que destruyen masas boscosas dejando áreas primarias o secundarias disponibles para el inicio de una sucesión, son los deslizamientos de tierra provocados por movimientos sísmicos, las avalanchas de lava o de escorias volcánicas derivadas de erupciones volcánicas, las inundaciones derivadas de diques naturales formados por derrumbes y deslizamientos, y las retiradas de glaciares. Los incendios forestales y las grandes talas rasas originan áreas secundarias que promueven procesos sucesionales iniciales diferentes y más rápidos.

Cuando se produce alguna de estas situaciones es la especie *N. dombeyi* la que generalmente invade el área denudada. Ello lo logra gracias a su abundante producción de semillas, que se ubican entre las más pequeñas de los *Nothofagus* (200 a 500 mil sem/kilo), y pueden ser fácilmente dispersadas por el viento (Ordóñez, 1986; Donoso, 1987). Estas semillas germinan en suficiente proporción (10 a 20%) y durante el tiempo necesario como para establecer un bosque coetáneo de *N. dombeyi* en el lapso de 10 años e incluso más en casos de áreas de gran superficie (Veblen, 1985a). Las plántulas crecen rápidamente sobre el suelo

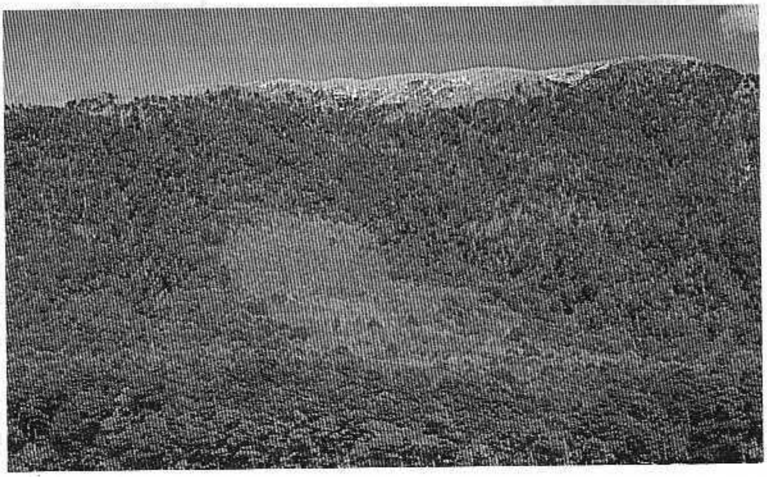


Figura 10.27. – Nothofagus alpina *invadiendo un área en medio del tipo Co-Ra-Te en la Cordillera andina de Pirihueico (Fotografía tomada por el autor en 1979).*

mineral y a plena luz, especialmente a partir del segundo año, de modo que entre el segundo y el cuarto año se puede encontrar el área cubierta con un brinzal denso de plantas de 1 m o más de altura, lo que depende del tipo de sustrato que se haya creado. Dependiendo de los factores que dan origen a una comunidad vegetal es posible que en algunas situaciones pueda invadir el área *N. alpina* (Figura 10.27). Esta última especie es de semilla bastante más grande (80 a 150 mil sem/kilo) (Werner, 1987; Donoso, 1987) y bastante más tolerante que *N. dombeyi* (Espinoza, 1972; Medina y Ojeda, 1972; Rosenfeld, 1972; Müller-Using y Schlegel, 1981; Read y Hill, 1985); por estas razones y porque requiere de mejor calidad de suelo para establecerse y crecer bien, tiene menor capacidad que *N. dombeyi* para colonizar áreas primarias. Sin embargo, es posible que en el momento en que se produce el área disponible, se trate de un año de alta producción de semillas para *N. alpina* y baja o nula para *N. dombeyi* (Burschel *et al.*, 1976; Donoso, 1992) de modo que el factor azar favorece al primero. Es frecuente también que *N. alpina* se establezca con posterioridad, aprovechando claros entre las jóvenes plantas de *N. dombeyi* y pudiendo crecer mejor por la protección lateral que le presta *N. dombeyi.*

En condiciones de altitud o de latitud donde se encuentran otras especies pioneras como *Weinmannia trichosperma* y *Eucryphia cordifolia*, éstas invaden también el área, pero son superadas generalmente por *N. dombeyi*, que posee un crecimiento mucho más rápido. Este tipo de invasión puede observarse, por ejemplo, en el glaciar Casa Pangue, que desciende desde el Volcán Tronador (Figura 10.28) (Veblen *et al.*, 1989). Este ejemplo valga sólo como tal, porque en realidad el sitio corresponde a un área de dominio del tipo forestal Siempreverde, pero la misma invasión de especies pioneras podría darse también, por ejemplo, en la Cordillera andina de Malleco (Donoso *et al.*, 1986), dentro del tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa.

El renoval de *N. dombeyi* que se origina en una área denudada sigue un patrón de desarrollo parecido al indicado algo más atrás para renovales coetáneos de *N. alpina* y *N. obliqua* (Figura 10.29). Los rodales de la Figura 10.29 corresponden a condiciones medioambientales distintas, pero el patrón de desarrollo es válido para la especie.

El rodal de la Figura 10.29 a) es un renoval con 1.927 arb/ha y entre 1 y 44 años de edad, en que el 68,5% de los individuos se encuentran entre los 25 y los 35 años de edad. Este renoval se ubica en la región de Aysén (45° Lat. sur) y a una altitud entre 260 y 500 msnm

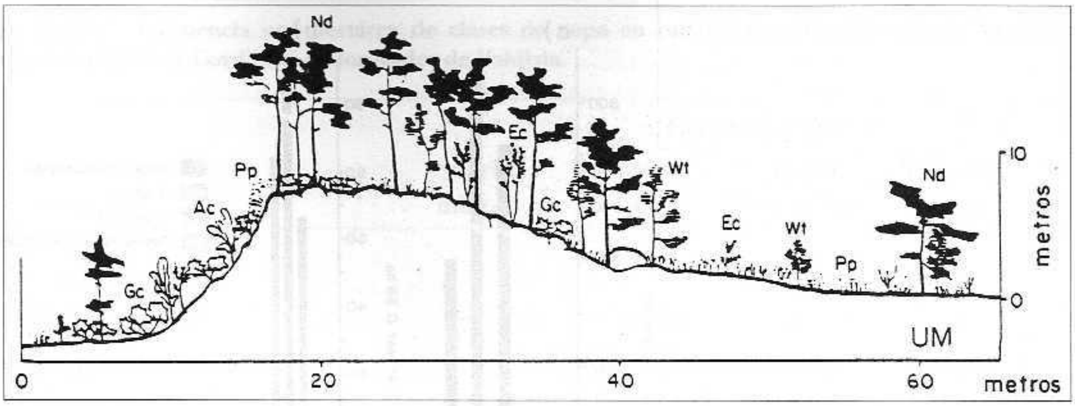


Figura 10.28. – *Perfil vegetacional en una morrena sucesional del Glaciar Casa Pangue en el Volcán Tronador, que muestra a individuos de* Weinmannia trichosperma *y* Eucryphia cordifolia *de 17 y 27 años promedio, invadiendo la morrena con algún retardo respecto de* N. dombeyi *que tiene 44 años promedio (Veblen et al., 1989).*

(Delgado, 1986). Se trata de una superficie total de 650 hectáreas en un mosaico de grandes áreas que debieron ser colonizadas en períodos de dos a tres décadas, después de alguna acción alogénica, seguramente parte de los devastadores incendios que asolaron el área hace 40 a 50 años (Veblen, 1985). El efecto de autorraleo por competencia, a través del mecanismo de mortalidad dependiente de densidad, ha determinado el desarrollo de una distribución horizontal regular o uniforme en lugar de agrupada (Delgado, 1986), lo que confirma lo sugerido por Veblen (1985a).

El rodal de la Figura 10.29 b) representa a un bosque esencialmente coetáneo de 150 años de edad, en que el 83% de los árboles se ubican entre los 15 y los 44 cm de Dap. Se desarrolló a 740 msnm en exposición suroeste sobre ceniza volcánica de textura arenosa o grava fina proveniente probablemente de una erupción del Volcán Choshuenco (1864, 1869) (Tabla 10.9). En este rodal, que actualmente tiene una densidad de aproximadamente 620 árboles/ha, se ha producido un lento proceso de autorraleo. Las evidencias de terreno señalan que esta especie, dependiendo del sitio, posee baja mortalidad, tendiendo los individuos a crecer mucho en altura y poco en diámetro, lo que significa cierta etiolación que puede complicar operaciones de raleo silvicultural. Se puede desprender entonces que el rodal de la Figura 10.29b fue mucho más denso y que el proceso de autorraleo sigue produciéndose en los individuos codominantes (Tabla 10.11). La densidad del rodal ha impedido hasta el momento que se establezca regeneración.

Sin embargo, es posible predecir, sobre la base del muestreo de bosques ubicados dentro de la misma región geográfica, pero de mayor edad, cuál podrá ser el desarrollo o secuencia sucesional de ese renoval "viejo". A medida que avanza el tiempo y el proceso de autorraleo, algunas especies más tolerantes podrán establecerse, aprovechando la mayor luminosidad que penetra en el bosque (Tabla 10.11). Si se producen claros importantes debido a caída de algún árbol, la luminosidad puede ser mayor. Estos fenómenos dinámicos son los que podemos apreciar a través de la Figura 10.29 a), b) c) y d).

El rodal representado por la Figura 10.29 c) y por el número 2 (Valle Hermoso) de la Tabla 10.10 está ubicado también sobre una profunda capa de ceniza volcánica depositada por inundaciones y deslizamientos sobre el fondo del valle. Se estima que este rodal tiene 250 años, y ya ha operado en él un autorraleo que lo ha llevado a una densidad de 450 árboles por hectárea con una estructura de curva normal, correspondiente a la evolución de

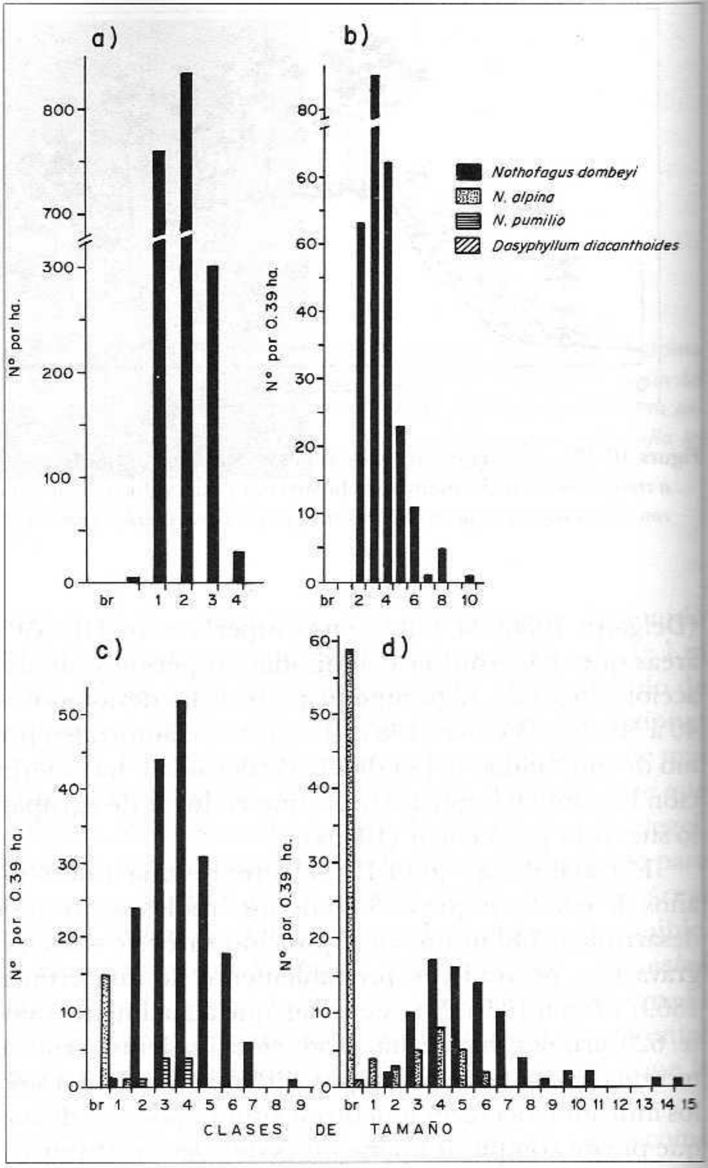


Figura 10.29. – *Distribuciones de diámetro de rodales coetáneos de* N. dombeyi *desarrollados en áreas alteradas por diferentes causas, mostrando la evolución que experimenta la estructura en el tiempo. a) Rodal en Aysén a 250-5 msnm.* b) *Rodal en Valdivia a 740 msnm.* c) *Rodal en Valdivia a 940 msnm en valle plano.* d) *Rodal en Valdivia a 940 msnm en valle plano, con invasión de N. alpina (Según Delgado, 1986a y Veblen et al., 1981b, c y d).*

rodal coetáneo. Los claros dejados por los grandes árboles que ya pueden empezar a envejecer y ser afectados por caídas, pueden producir suficiente luminosidad como para permitir el establecimiento de *N. alpina* que es más tolerante (Tabla 10.11/Rodal 3).

En una etapa más avanzada aún (Figura 10.29 d) que significa algunos años más que el rodal de la Figura 10.29 c), el bosque de *N. dombeyi* ha continuado autorraleándose y la curva corresponde a la de un bosque coetáneo con la mayoría de los árboles entre 20 y 70 cm de Dap. El autorraleo ha permitido que *N. alpina* siga estableciéndose, aprovechando la luminosidad y su condición de semi-tolerante y la presencia de individuos mayores que ya deben producir semilla. Sin embargo, el cierre del dosel provocado por la estratificación de las copas de ambas especies disminuye la luminosidad y el éxito de la regeneración de *N. alpina* se va haciendo menor (Tabla 10.11, (4), Figura 10.30 a)). El establecimiento de *N. alpina* en los claros producidos en el dosel se refleja en su distribución espacial, determinada

Tabla 10.11. – Frecuencia por hectárea de clases de copa en rodales de diferentes etapas sucesionales muestreadas en la Cordillera de los Andes de Valdivia.

	Clases de copa				
Sitio y especies	Suprimidos	Intermedios	Codominantes	Dominantes	Emergentes
Pilmaiquén (740 msnm)					
1. *Nothofagus dombeyi*	—	—	177	341	100
Valle Hermoso (940 msnm)					
2. *Nothofagus dombeyi*	13	15	92	331	3
Nothofagus pumilio	—	—	8	15	—
Nothofagus alpina	3	—	—	—	—
Valle Hermoso (940 msnm)					
3. *Nothofagus dombeyi*	—	5	54	110	36
Nothofagus alpina	8	5	28	28	—
Valle Hermoso (950 msnm)					
4. *Nothofagus dombeyi*	15	26	8	15	10
Nothofagus alpina	—	3	15	46	8
Nothofagus pumilio	—	—	—	3	—
Laurelia philippiana	77	15	3	3	—
Valle Hermoso (880 msnm)					
5. *Nothofagus dombeyi*	—	—	—	13	59
Nothofagus alpina	—	—	8	33	8
Laurelia philippiana	77	33	54	3	—
Dasyphyllum diacanthoides	10	15	8	—	—
Saxegothaea conspicua	36	38	31	3	—
San Pablo (810 msnm)					
6. *Nothofagus dombeyi*	—	—	—	—	8
Laurelia philippiana	156	16	19	12	—
Saxegothaea conspicua	8	19	17	8	—
Dasyphyllum diacanthoides	30	—	—	1	—

Fuente: Veblen *et al.*, 1981.

a través del Índice de Morisita (Morisita, 1959; Veblen *et al.*, 1981; Álvarez, 1986) (Figura 10.31). El rodal 5 (Figura 10.30 b y Tabla 10.11), representa un estado de desarrollo más avanzado aún, dentro de una condición de sitio y un origen de alteración masiva similar, en que hay individuos de gran tamaño de *N. dombeyi* (2 m de Dap), que posiblemente no fueron afectados por la catástrofe, permaneciendo en el lugar. La estructura poblacional de *N.*

Tabla 10.12. – Condiciones de luminosidad media (error estándar) determinadas mediante el análisis de ocho fotografías hemisféricas tomadas en cada rodal durante el verano desde una altura de 1,90 m; las diferencias entre rodales de cada área fueron sometidas a una prueba de Mann-Whitney U y los valores seguidos por la misma letra son diferentes da un nivel de p < 0,05.

Área	Rodal (Números según la Tabla 10.11)	Porcentaje total de luz solar difusa y directa	Porcentaje de luz solar directa
Pilmaiquén	1	34,2 ± 1,32	31,7 ± 0,72
Valle Hermoso	2	46,9 ± 2,99 ab	48,6 ± 2,13 h
	3	27,9 ± 1,32 a	26,5 ± 1,01 h
	4	30,4 ± 1,72 b	30,0 ± 1,36 h
	5	24,3 ± 1,61 b	23,9 ± 1,04 h
San Pablo	6	17,3 ± 1,49	19,5 ± 1,33
	7	14,0 ± 1,60	17,6 ± 1,14

Fuente: Veblen *et al.*, 1981.

dombeyi es la de una curva normal aplanada y la de *N. alpina* corresponde también a una curva normal. *N. dombeyi* ya no está regenerando debido al cierre del dosel, derivado en parte de copas multiestratificadas y de la presencia abundante de *L. philippiana* en el dosel inferior (Tablas 10.12 y 10.11). Sin embargo, la luminosidad no disminuye demasiado porque *L. philippiana* aún no llega a los doseles superiores; *N. alpina* es capaz bajo estas condiciones de establecer brinzales, pero la relativamente baja luminosidad le impide desarrollarse más allá,

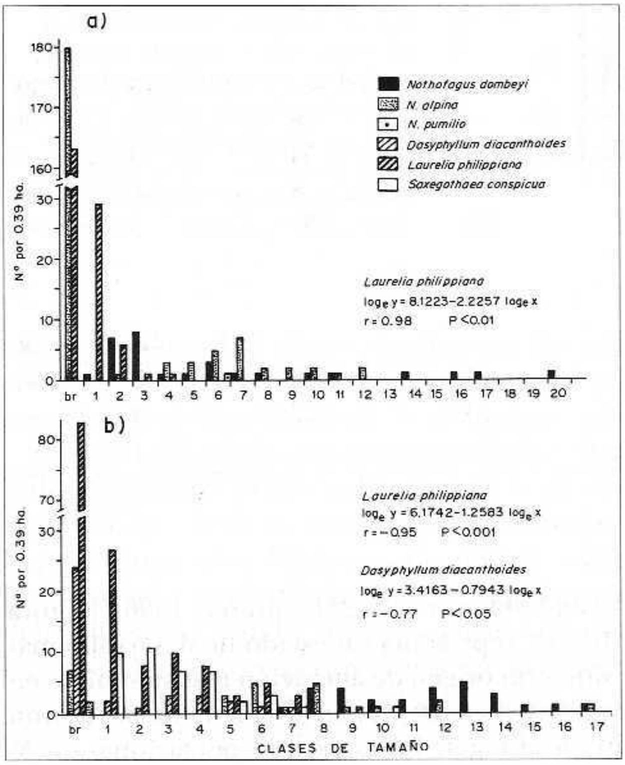


Figura 10.30. – *Gráficos de estructura de tamaños de rodales ubicados en áreas del tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa en la Cordillera andina de Valdivia en Valle Hermoso, y aplicación de la función de poder.* a) *Rodal (4) 950 msnm en Exp. sur a 0-3° pendiente;* b) *Rodal (5) 880 msnm en Exp. suroeste a 5-8° pendiente (Veblen et al., 1981).*

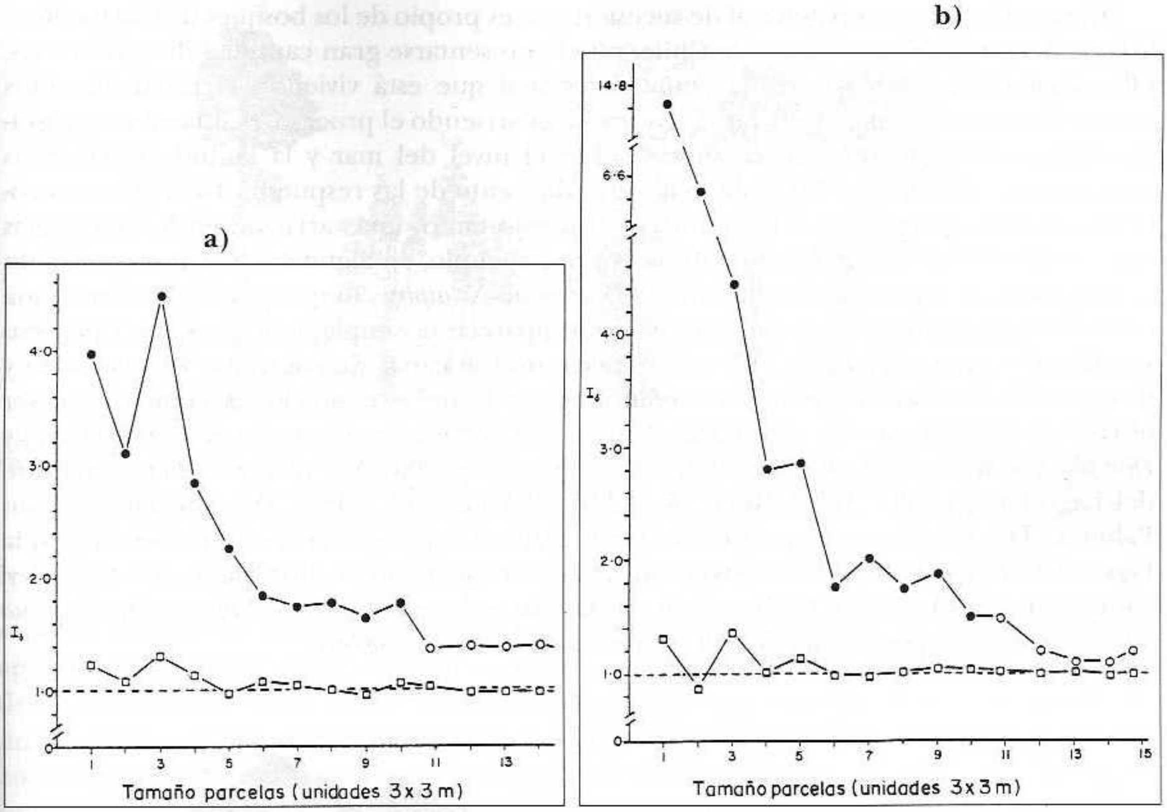


Figura 10.31. – *Valores de Índice de Morisita, I, a diferentes tamaños de parcela.* a) Nothofagus dombeyi < *10 cm Dap* ( ) *y N. alpina* > *10 cm Dap (o) en rodal 2 de Valle Hermoso.* b) Laurelia philippiana > *10 cm Dap (o,o) y* < *10 cm Dap* ( ) *en rodal 5 (Veblen et al., 1981).*

lo que se ve reflejado en la escasez de individuos en los diámetros de 5 a 35 cm (Tabla 10.11, Figura 10.30 a). *L. philippiana* se encuentra en las primeras etapas de su establecimiento de modo que los mayores individuos llegan a diámetros de 45 cm. El coeficiente de correlación de la función de poder expresa claramente que *Laurelia* se está autorremplazando sin dificultades en el rodal.

El rodal 5 (Figura 10.30 b) representa la etapa sucesional más avanzada en el área. En la Figura 10.30 b) y en la Tabla 10.11 se aprecia que ambas especies de *Nothofagus* no están regenerando hace largo tiempo y sólo se encuentran como individuos emergentes y dominantes, y algunos *N. alpina* codominantes. *L. philippiana* se reproduce vigorosamente aprovechando el espacio y luz dejados por los *Nothofagus* que caen produciendo claros en el dosel, lo que se refleja en la alta concentración de individuos jóvenes en las parcelas de menor tamaño, según el Índice de Morisita (Figura 10.31 b) y en el coeficiente de correlación de la función de poder (Figura 10.30 b). Gran parte de esta regeneración de *Laurelia* proviene de brotes de las raíces y no de semillas.

En esta etapa de la sucesión en el tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa, *Dasyphyllum diacanthoides* puede establecerse también bajo los claros con mucho vigor (Figura 10.30 b), pero menor que el de *Laurelia.* También *Saxegothaea conspicua*, otro componente común de este tipo forestal en su distribución austral (Donoso *et al.*, 1986), se hace presente en las etapas sucesionales más avanzadas y, aunque con menor potencia que las otras dos especies, es capaz también de establecerse en el rodal (Figura 10.30 b).

Dentro de este patrón general de sucesión que es propio de los bosques de Coigüe-Raulí-Tepa de la región central sur de Chile, puede presentarse gran cantidad de variaciones. Ellas dependerán, además de la etapa sucesional que está viviendo el rodal, de otras características como son: el sustrato en que está ocurriendo el proceso, la situación topográfica (exposición, pendiente), la altitud sobre el nivel del mar y la latitud. Todas estas características van a significar una expresión diferente de las respuestas fisiológicas y ecológicas de las especies al medio ambiente y, por lo tanto, una variación en las estrategias regenerativas y habilidades competitivas. Así por ejemplo, en algunas situaciones podrá no encontrarse en el proceso de dinámica a la especie *N. alpina*, lo que puede deberse a una condición altitudinal en que la especie ya no aparece o, simplemente, a que el proceso sucesional está tan avanzado que ya la especie no fue capaz de continuar regenerando y desapareció. También es posible una combinación de ambas condiciones, como podría ser el caso de los bosques de *Nothofagus dombeyi, Saxegothaea conspicua, Laurelia philippiana* y *Dasyphyllum diacanthoides* de San Pablo de Tregua, entre 800 y 850 msnm en la ribera norte del Lago Panguipulli (Tabla 10.11 - Rodal 6) (Veblen *et al.*, 1980). Esta situación de San Pablo de Tregua es una etapa sucesional muy avanzada, que queda bien representada en la Figura 10.32, donde se aprecian los grandes y escasos ejemplares sobrevivientes de *N. dombeyi* y una gran cantidad de individuos de todas las clases de edad de *L. philippiana, S. conspicua* y *D. diacanthoides*, por debajo de la línea de las copas de *N. dombeyi*.

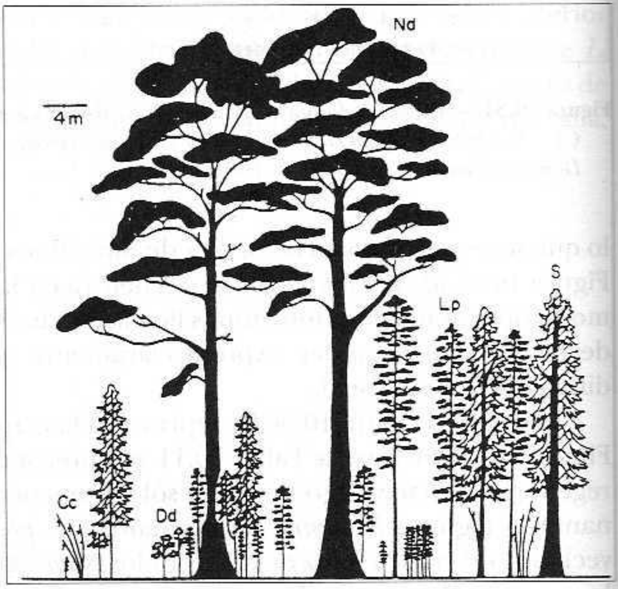


Figura 10.32. – *Perfil vertical del bosque de San Pablo de Tregua, que representa una etapa muy avanzada de la sucesión. Nd:* N. dombeyi; *S:* S. conspicua; *Lp:* L. philippiana; *Dd:* D. diacanthoides; *Cc:* Chusquea culeou *(Veblen et al., 1980).*

Una etapa aún más avanzada que, desde la perspectiva del concepto clásico de sucesión, podría considerarse como una comunidad clímax en que el área basal, el volumen y la biomasa se encuentran en un máximo, está representada por un rodal en que las especies de *Nothofagus* ya no regeneran y los viejos individuos han muerto, mientras que *L. philippiana* se ubica con grandes árboles y en todas las clases de tamaño y *S. conspicua* está representada por individuos de grandes diámetros (Figura 10.33). La luminosidad muy baja es un factor que impide la regeneración de los *Nothofagus* y también de *D. diacanthoides* y *S. conspicua* por

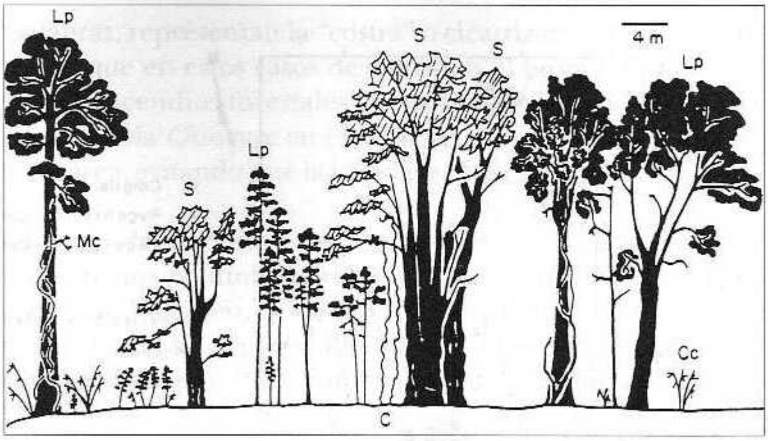


Figura 10.33. – *Perfil vertical de un bosque sucesionalmente muy avanzado (clímax) en San Pablo de Tregua, dentro del tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa. Nd:* N. dombeyi; *S:* S. conspicua; *Lp:* L. philippiana; *Dd:* D. diacanthoides; *Cc:* Chusquea culeou; *H:* Hydrangea integerrima; *Mc:* Mitraria coccinea; *C:* Capsidium valdivianum *(Veblen et al., 1980).*

semillas, siendo otro indicador de una condición clímax (Tabla 10.11). *Saxegothaea conspicua* aparece regenerando en forma relativamente pobre en este bosque; sin embargo, es capaz de mantenerse y adquirir grandes diámetros y posiblemente mucha edad, sobre la base de una reproducción vegetativa muy particular. Los viejos individuos de *Saxegothaea conspicua,* con troncos de sección muy sinuosa e irregular, se descomponen en su interior, pero desde una altura de 3 o más metros sobre el suelo producen raíces adventicias que penetran y posiblemente se alimentan de él, en el viejo tronco en descomposición, y luego alcanzan el suelo, desarrollándose un nuevo tronco o un grupo de troncos derivados de brotes epicórmicos del tronco original. Mientras esto ocurre el fuste original se quiebra o rompe en pedazos a una altura de 5 o más metros y el árbol toma el aspecto que se aprecia en la Figura 10.33. De este modo *S. conspicua,* aunque no sea capaz de establecer plantas de semilla con eficiencia en el rodal, puede mantenerse mediante esta especial forma de reproducción (Veblen *et al.*, 1980; Veblen *et al.*, 1981; Donoso *et al.*, 1984). La abundancia de lianas y epífitas es también un indicador de la avanzada etapa sucesional de este rodal (Figura 10.33).

En todas las situaciones se aprecia que la tendencia normal es la declinación de la importancia de las especies de *Nothofagus* a medida que avanza la sucesión, hasta que muy pocos individuos permanecen entre los emergentes y dominantes. Mientras tanto las otras especies, en particular *L. philippiana,* establecen miles de brinzales especialmente bajo los pequeños claros del dosel, sobre la base de reproducción vegetativa o por semillas. Las especies de *Nothofagus* pueden alcanzar más de 500 años de edad en estas últimas etapas y pueden producir claros de variados tamaños al caer solos o arrastrando en su caída a uno, dos o más individuos contiguos (Figura 10.34). También pueden caer viejos individuos de las otras especies, pero lo hacen en menor proporción que los *Nothofagus* (Tabla 10.13). La mayor parte de las caídas derivan de golpes de viento que quiebran los troncos, otra proporción importante deriva de desarraigamiento y otra de rotura y caída de grandes ramas (Veblen, 1985 b). Con alta frecuencia estos claros formados están cubiertos con manchas de regeneración de *L. philippiana* y otras especies tolerantes. Con el aporte de luz, *L. philippiana* es capaz de reaccionar vigorosamente cubriendo el espacio dejado por la caída. Lo mismo puede ocurrir con *S. conspicua* (Veblen, 1985 b). Con mucha frecuencia también, el espacio

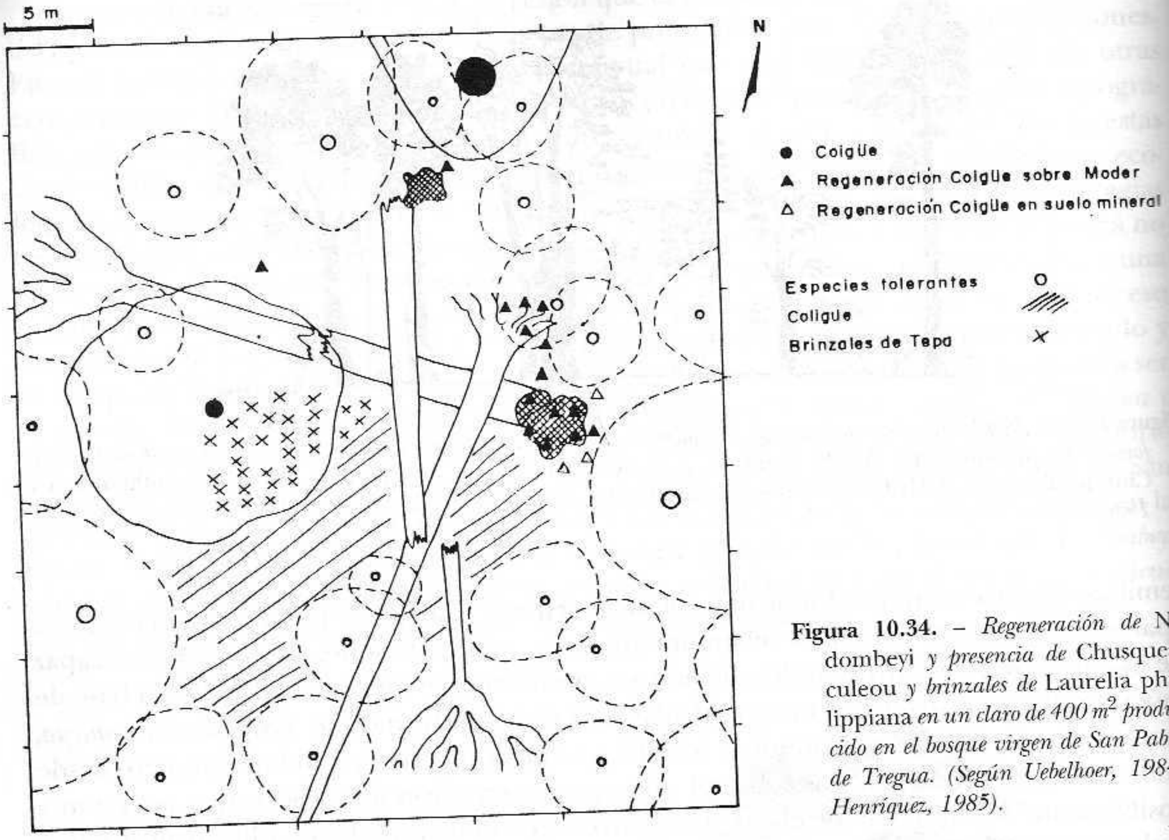

5 m
N
● Coigüe
▲ Regeneración Coigüe sobre Moder
△ Regeneración Coigüe en suelo mineral
Especies tolerantes O
Coigüe ////
Brinzales de Tepa ×

Figura 10.34. – *Regeneración de* N. dombeyi *y presencia de* Chusquea culeou *y brinzales de* Laurelia philippiana *en un claro de 400 m² producido en el bosque virgen de San Pablo de Tregua. (Según Uebelhoer, 1984; Henríquez, 1985).*

está cubierto con *Chusquea culeou* antes de formarse el claro. Este bambú puede crecer también vigorosamente con la luz e inhibir incluso el desarrollo de los tolerantes. De este modo, la estrategia de regeneración por claros que podrían utilizar *N. alpina* y *N. dombeyi* se ve inhibida en gran medida por la presencia previa en los claros de *Laurelia* y *Chusquea* que inician con frecuencia la reorganización del área como respuesta de la naturaleza (Marks,

Tabla 10.13. – Parámetros de formación de claros en el bosque de San Pablo en la Cordillera de los Andes de Panguipulli, Valdivia.

Especie formadora de claros	Nº de claros formados	Tipo de claro (%)			Diámetro de la especie formadora de claro (cm Dap)		Claro expandido (m²)		% Área Total
		Desarraigamiento	Golpe de viento	Rotura de ramas	X	Rango	X	Rango	
Dasyphyllum diacanthoides	1	—	100.00	—	160	—	415	—	2
Laurelia philippiana	3	—	66.7	33.3	126	—	411	247-746	9
Saxegothaea conspicua	8	50.0	37.5	12.5	113	42-206	236	176-746	16
Nothofagus dombeyi	23	26.0	56.5	17.4	197	121-220	542	120-1.532	75
Todas las especies	35	28.6	54.3	17.1	191	42-220	432	120-1.532	100

Fuente: Veblen *et al.*, 1985 b.

1974). En otras palabras, representan la "costra" o cicatrización de una herida producida en el ecosistema, herida que en estos casos de claros en el bosque es menor, pero que puede ser mucho mayor por incendios forestales o grandes talas rasas efectuadas por el hombre, en cuyo caso, si antes había *Chusquea* en el área, actuará como un rápido cicatrizante sobre grandes sectores del área, evitando que la herida se erosione y adquiera mayor gravedad para el ecosistema.

Bajo las condiciones de un bosque en "steady-state", en que las especies tolerantes están regenerando más o menos continuamente y ocupando todas las clases de edad con una estructura de bosque multietáneo, la comunidad puede llegar a mantenerse en esa condición. La proporción en que las especies del bosque de San Pablo de Tregua ocupan los 35 claros muestreados por Veblen (1985b), muestran que mientras *L. philippiana* representa el 86,5 % de los 837 brinzales de los claros, *N. dombeyi* representa menos del 1% con unos pocos individuos de diámetros menores a 5 cm (Tabla 10.14).

Tabla 10.14. – Frecuencias por clases de tamaño de árboles mayores de 2 m de altura en 35 claros formados en el bosque de San Pablo de Tregua (Veblen 1985b).

	Clase de tamaño (cm Dap)						
Especie	< 5	5-9	10-14	15-19	20-24	25-29	Total
Laurelia philippiana	561	130	21	9	1	2	724
Dasyphyllum diacanthoides	63	17	2	3	1	—	86
Saxegothaea conspicua	—	3	5	5	4	3	20
Nothofagus dombeyi	7	—	—	—	—	—	7
Total	631	150	28	17	6	5	837

Fuente: Veblen (1985 b).

Tabla 10.15. – Composición presente y predicción de la composición futura del bosque de San Pablo de Tregua.

	Frecuencia relativa (%)					Densidad relativa (%)		
		Valores de predicción usando					Valores de predicción usando	
Especie	Valor actual	Mét 1	Mét 2	Mét 3	Mét 4	Valor actual	Mét 1	Mét 2
Laurelia philippiana	39,5	48,6	73,6	58,9	68,0	40,6	86,5	83,0
Dasyphyllum diacanthoides	6,2	33,3	15,5	32,1	29,1	4,0	10,3	16,1
Saxegothaea conspicua	40,8	13,9	10,9	5,1	2,9	46,4	2,4	0,5
Nothofagus dombeyi	13,4	4,2	0,0	3,9	0,0	9,0	0,8	0,3

Fuente: Veblen (1985 b).

Métodos 1 y 2 son los valores no ponderados de la abundancia relativa de los ocupantes de los claros y los sucesores potenciales, respectivamente.

Métodos 3 y 4 son ponderados por las densidades relativas de los formadores de claros en el dosel actual y están basados en los valores de abundancia relativa de los ocupantes de los claros y los sucesores potenciales respectivamente.

Utilizando las metodologías desarrolladas por Runkle (1981) y Brokaw (1982), Veblen (1985b) mostró que *N. dombeyi* no es capaz de establecer con vigor su regeneración y mantener su actual importancia sobre la base de la creación de claros de 120 a 1.500 m² (Tablas 10.14 y 10.15). Al mismo tiempo, se demuestra que *L. philippiana* y *D. diacanthoides* aumentan su densidad y frecuencia en forma muy notoria, mientras que *S. conspicua* se mantiene en el lugar, pero disminuyendo su importancia.

Sin embargo, es obvio que siempre queda alguna probabilidad que algunos individuos de *N. dombeyi* puedan establecerse, especialmente cuando los claros producidos son de gran tamaño. La posibilidad que *N. dombeyi* se establezca se ve favorecida por la habilidad de la especie para germinar y establecerse sobre troncos caídos en el piso (Figuras 10.34 y 10.35), con lo cual evita la competencia de otras especies y obtiene la luz necesaria para superar el punto de compensación de especie intolerante que posee. En el muestreo efectuado en San Pablo (Veblen *et al.*, 1980) el 100% de las plántulas encontradas en 146 parcelas de 1 × 2 m se hallaban sobre troncos. En Valle Hermoso entre el 80 y el 99% de las plántulas de *N. dombeyi* en un total de 260 parcelas de 1 × 2 m se hallaban también sobre troncos caídos. Las semillas de *N. dombeyi* son capaces de germinar y crecer con cierta rapidez en suelo orgánico en descomposición como son los troncos caídos, o sobre suelo mineral (Uebelhoer, 1984; Henríquez, 1985).

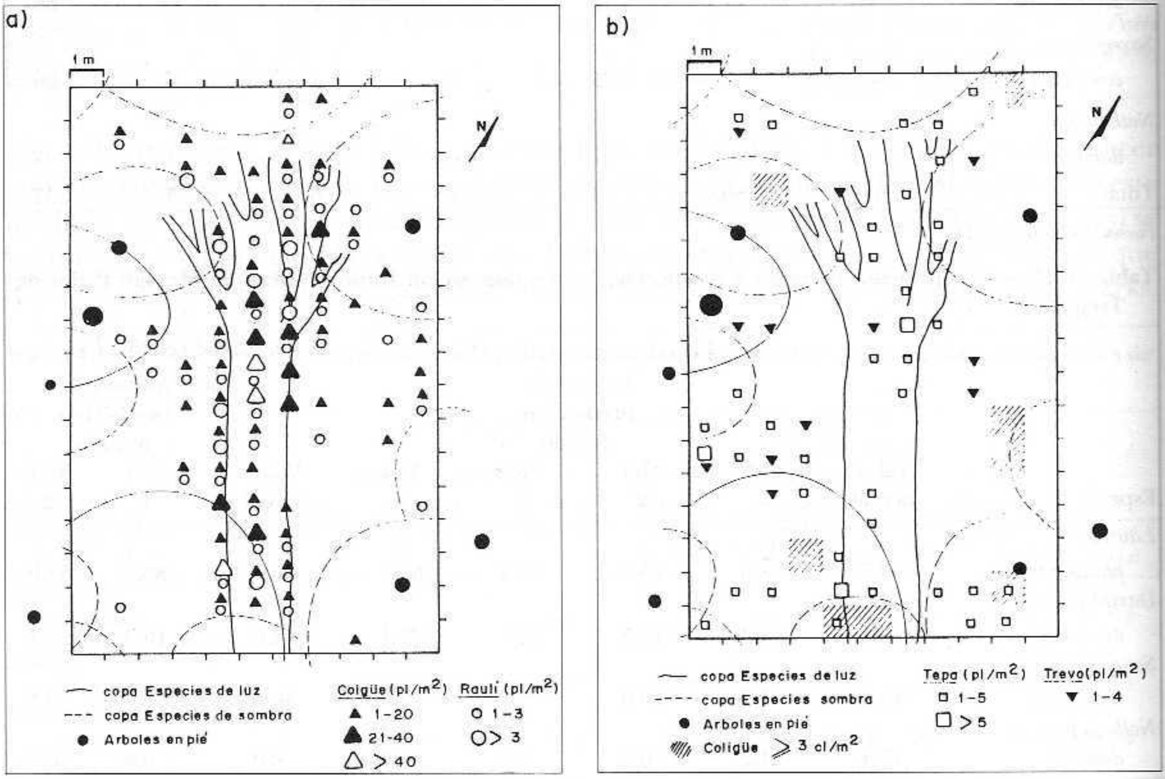

a)
1 m
N
copa Especies de luz
copa Especies de sombra
Arboles en pie
Colgüe (pl/m²)
1-20
21-40
> 40
Raulí (pl/m²)
1-3
> 3
b)
1 m
N
copa Especies de luz
copa Especies sombra
Arboles en pie
Coligüe ≥ 3 cl/m²
Tepa (pl/m²)
1-5
> 5
Trevo (pl/m²)
1-4

Figura 10.35. – *Claro de 187 m² en bosque del tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa en Valle Hermoso, Cordillera de los Andes de Valdivia, donde se aprecian las estrategias de las especies de* Nothofagus *que crecen especialmente sobre troncos* (a) *y de las especies tolerantes, que incluso pueden crecer en las manchas de* Chusquea culeou (b). *(Uebelhoer, 1984; Henríquez, 1985).*

En los rodales donde también se encuentra *N. alpina* se aprecia que esta especie tiene una estrategia de claros derivada de la relativa tolerancia a la sombra que posee. Parte de los individuos de *N. alpina* germinan también sobre troncos y parte sobre el suelo mineral (Figura 10.35). Según Veblen *et al.* (1981); Uebelhoer (1984) y Henríquez (1985), *N. alpina* crece más rápidamente que *N. dombeyi* bajo estas condiciones de claros, lo que demuestra su estrategia, puesto que en campo abierto, *N. dombeyi* crece más rápidamente que *N. alpina* (Donoso *et al.*, 1991 a y b). La posibilidad de estas especies de *Nothofagus* de mantenerse en los bosques del tipo forestal a través de claros frente a la ausencia de fenómenos catastróficos o alteraciones naturales de gran escala, ha sido mencionada previamente también por Brun (1975) y Burschel *et al.* (1976). Estos últimos hacen mención como parte de las dificultades de establecimiento de esta especie, a la periodicidad en la producción de semillas, al bajo porcentaje de semillas viables por efectos de perforación de las semillas por un microlepidóptero y a la eventual presencia del Chucao *(Scelorchilus rubecula)*, ave que comería parte de las semillas, lo que no parece ser muy claro de acuerdo con el trabajo realizado por Correa *et al.* (1990) en Nahuelbuta, Valdivia y Chiloé.

También presentan estas estrategias las especies de *Nothofagus* de Nueva Zelanda (Wardle, 1970) y de Tasmania, en particular *N. cunninghamii* (Read y Hill, 1985 b).

A altitudes de 1.200 a 1.500 m en ambos lados de la Cordillera de los Andes dominan bosques de *N. dombeyi* hacia abajo y gradualmente se va introduciendo *N. pumilio* hasta formar bosques puros a mayores altitudes. En estos bosques no se desarrollan las especies tolerantes que crecen a menor altitud. Un papel importante en la dinámica vegetacional lo juegan aquí las alteraciones de gran escala ya descritas y la estrategia de claros de 250 a 500 m^2 (Veblen *et al.*, 1981). En el lado oriental de la Cordillera de los Andes, en Argentina, también están ausentes las especies tolerantes y *N. dombeyi* crece en rodales puros o asociados con *Austrocedrus chilensis.* En los sectores menos secos *Chusquea culeou* forma un denso sotobosque bajo los doseles relativamente abiertos de *N. dombeyi* (Donoso, 1987; Veblen, 1989). La regeneración de *N. dombeyi* ocurre aquí sobre grandes troncos caídos que producen claros de 500 a 1.000 m^2, donde las plántulas pueden, eventualmente, emerger sobre los bambúes. La inhibición de la regeneración de *N. dombeyi* ocasionada por *Ch. culeou*, determina las densidades muy bajas de árboles jóvenes en los grandes claros. Más hacia el este aumenta la aridez y los bambúes decrecen en tamaño y abundancia. Aquí, en claros de 400 m^2 logran establecerse y alcanzar el dosel densos bosquetes de *N. dombeyi* sin necesidad de establecerse sobre altos troncos caídos (Veblen, 1989).

Además, en estas áreas más secas de Argentina los incendios tienen especial importancia como alteraciones masivas que permiten el establecimiento de rodales coetáneos de *N. dombeyi* (Veblen y Lorenz, 1987, 1988).

Probablemente *N. obliqua* utiliza las mismas estrategias que *N. dombeyi* en estos bosques puros con *Ch. culeou* en Argentina. *N. alpina,* más tolerante a la sombra, parece utilizar bien los espacios dejados por *Ch. culeou* para establecerse con mayor éxito (Donoso, 1987).

4. **Tipos forestales Lenga y Coigüe de Magallanes**

Antecedentes y descripción

Los bosques de *Nothofagus pumilio* son claramente distinguibles y tienden a formar comunidades discretas, con estrechos ecotonos, a lo largo de toda su muy amplia distribución geográfica. Por ello aparecen bien definidos en todas las clasificaciones de la vegetación de los bosques templados de Sudamérica.

Rothkugel (1916) se refiere en su clasificación a la región de lenga *(N. pumilio)* y ñirre *(N. antarctica)*, ubicándola desde el paralelo 38° sur hasta el Cabo de Hornos. Schmithüsen (1953) denomina bosques caducifolios subantárticos a los bosques de lenga y ñirre ubicados desde los 45° lat. sur hasta el extremo austral del continente. En forma similar, Hueck (1978) se refiere a los bosques de lenga, distinguiendo entre bosques patagónicos y magallánicos deciduos. Fuenzalida (1965) y Pisano (1954) clasifican también a estos bosques en bosque patagónico transandino y bosque magallánico caducifolio. La tipología forestal de Chile (Yudelevich *et al.*, 1967) identifica un tipo forestal Lenga, señalando que se presenta en formaciones puras de lenga mezclado con ñirre y, ocasionalmente, con roble achaparrado y con araucaria.

La tipología forestal actual (Donoso, 1981b) subdivide al tipo forestal Lenga en los siguientes subtipos:

- Bosques achaparrados y krummholz de Lenga.
- Bosques de Lenga puro.
- Bosques mixtos de Lenga-Coigüe.

Según esta tipología, pertenecen al tipo forestal todos aquellos bosques en que a lo menos un 50% de los individuos por hectárea corresponde a Lenga. Aun cuando lo común es que estos bosques constituyan comunidades discretas debido a las condiciones medioambientales rigurosas en que se desarrollan, forman ecotonos con otros tipos forestales y, por lo tanto, con otras especies, al moverse dentro de su rango de tolerancias, desde condiciones muy rigurosas a más moderadas. En el norte de su distribución se traslapa con bosques puros de *Nothofagus dombeyi* y, ocasionalmente, ejemplares de *Nothofagus obliqua* (Cordillera andina de Chillán). Más al sur, en el rango de distribución andina de *Araucaria araucana*, se asocia francamente con esta especie, pasando por razones de definición legal del tipo forestal Araucaria, a constituir parte de éste. Luego, en su distribución hacia el sur, se traslapa nuevamente, hacia áreas de menor altitud en la Cordillera de los Andes, con *N. dombeyi* (tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa), y lo mismo ocurre, a partir de Antillanca, en el Parque Nacional Puyehue, con *N. betuloides*.

La asociación con *N. betuloides* se hace más frecuente hacia el sur, donde se encuentra cada vez a más baja altitud, hasta acercarse al nivel del mar en Magallanes y Tierra del Fuego; allí *N. pumilio* domina como bosque puro en las condiciones más secas, hacia el este, formando una faja estrecha entre la estepa y los bosques de *N. betuloides* que dominan en condiciones húmedas, hacia el oeste, donde constituyen el tipo forestal Coigüe de Magallanes, que crece en las islas y archipiélagos de la región de los canales al sur del Golfo de Penas (47° Lat. sur). En algunos sectores de la Cordillera de los Andes se asocia también con *Fitzroya cupressoides* (Rodríguez *et al.*, 1978).

El subtipo bosques de Lenga achaparrados y krummholz se encuentra en los límites altitudinales de la distribución de la especie en la Cordillera de los Andes.

El krummholz es un tipo de desarrollo que se produce en condiciones muy extremas, y que se manifiesta por troncos que crecen arrastrados sobre el suelo y desde los cuales emergen ramas, conjunto que forma una maraña impenetrable (Donoso, 1981 a y b; Hueck, 1978). En algunos sectores el bosque achaparrado se presenta como la parte superior del gradiente de altura y desarrollo de los árboles y bosques de Lenga y más arriba, separado a veces en forma muy abrupta, se encuentra el krummholz (Figura 1.7, Capítulo I). Por debajo del krummholz y del achaparrado todavía se aprecia el efecto de la nieve, la pendiente y el deslizamiento de suelos, en la arqueadura en la base de los fustes de las Lengas (Veblen *et* *al.*, 1977 a; Donoso, 1981 a). Estos bosques, conocidos como subtipo bosques puros de Lenga, se extienden hacia menores altitudes en la Cordillera hasta que se traslapan con las especies de los tipos forestales que allí terminan su rango de distribución altitudinal. La mayor parte de los bosques de la región de Aysén, Magallanes, Tierra del Fuego y del sector argentino se encuentran dentro de este subtipo constituyendo una faja importante entre los estrechos ecotonos hacia la estepa (Ljunger, 1939), y los bosques mixtos que se desarrollan hacia occidente. Estos últimos, cuando *N. pumilio* es dominante son los conocidos como subtipo bosques mixtos de Lenga-Coigüe, que son de dos clases: Bosque *N. pumilio-N. dombeyi*, que crecen al norte de los bosques de Araucaria-Lenga y al sur de ellos hasta aproximadamente el paralelo 40°30' sur (Tabla 10.16), y bosques de *N. pumilio-N. betuloides* que crecen al sur del paralelo 40°30' sur por la Cordillera de los Andes y en las zonas transicionales entre el tipo forestal Lenga y el tipo forestal Coigüe de Magallanes, especialmente en Magallanes y Tierra del Fuego (Tabla 10.17). Más antecedentes dasométricos de estos bosques se encuentran en Donoso (1981 b).

La composición florística de este tipo forestal se describe en Donoso (1981 b), Veblen y Schlegel (1982) y Veblen *et al.* (1983).

Recientemente se encontró un bosquete aislado de *N. pumilio* en la Cordillera andina

Tabla 10.16. – Tabla de rodal de un bosque de Lenga-Coigüe común en la Cordillera de los Andes de Valdivia, Chile.

Especie	Número de árboles por hectárea	Área basal por hectárea (m^2)	Dap (cm)* promedio
Nothofagus pumilio	525	53,84	31,07
Nothofagus dombeyi	55	17,90	49,32
Total	580	71,74	—

Fuente: Proporcionada por Sergio Vásquez, Curacautín, 1992.
* Rango de diámetros: 10 a 130 cm.

Tabla 10.17. — Tabla de rodal de un bosque de Lenga-Coigüe de Magallanes en la ladera oriental de la Cordillera de los Andes en el Parque Nacional Los Glaciares, Argentina.

Especie	Número de árboles por hectárea	Área basal/ha m^2	Dap (cm)* promedio
Nothofagus pumilio	1.081	87,67	26,7
Nothofagus betuloides	257	25,02	46,0
Drimys winteri	92	10,74	26,9
Maytenus magellanica	37	1,19	12,9
Total	1.467	124,62	—

Fuente: De Pisano y Dimitri, 1973.
* Rango de diámetros: 10 a 120 cm.

entre Talca y Curicó (35°35' Lat. sur) lo que marca el límite norte de la distribución del tipo forestal (Ormazábal y Benoit, 1987). El tipo forestal Lenga posee una amplísima distribución desde los 35°35' Lat. sur por el sector chileno occidental de la Cordillera de los Andes, y desde los 36°50' Lat. sur según Tortorelli (1956) o los 37°30' Lat. sur según Cozzo (1967) por el sector argentino oriental de la misma cordillera, hasta el extremo austral del continente en los 56° de latitud sur (Figura 10.36). En la Cordillera de los Andes forma el límite arbóreo altitudinal, generalmente por encima de los 1.000 msnm. Este límite es más alto en el área septentrional, donde alcanza a los 2.000 m y va descendiendo hacia el sur, hasta alcanzar los 900 m en Coyhaique y Última Esperanza, los 500 m en Ushuaia y los 200 m en la Isla de los Estados. Del mismo modo el límite inferior desciende desde por encima de los

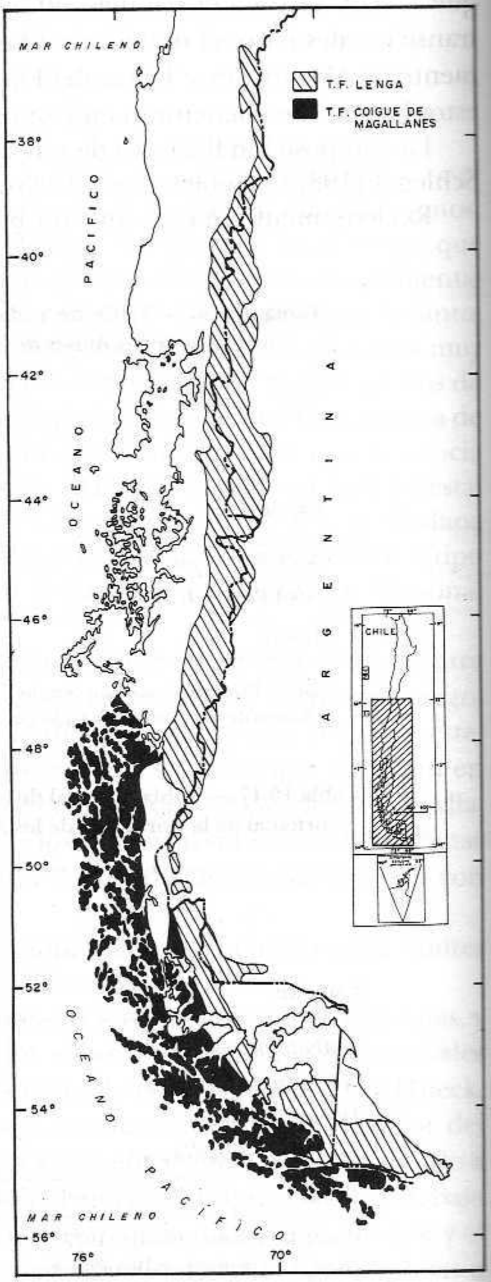

MAR CHILENO
▨ T.F. LENGA
■ T.F. COIGUE DE MAGALLANES
38°
40°
42°
44°
46°
48°
50°
52°
54°
56°
OCEANO PACIFICO
ARGENTINA
CHILE
OCEANO PACIFICO
MAR CHILENO
76°
70°

Figura 10.36. – *Mapa de distribución geográfica de los tipos forestales Lenga y Coigüe de Magallanes en Chile y Argentina (Mapa desarrollado por el autor tomando en consideración varias fuentes).*

1.000 m en la distribución septentrional hasta los 700 m en Coyhaique y el nivel del mar en Magallanes y Tierra del Fuego (Figuras 10.36 y 10.37).

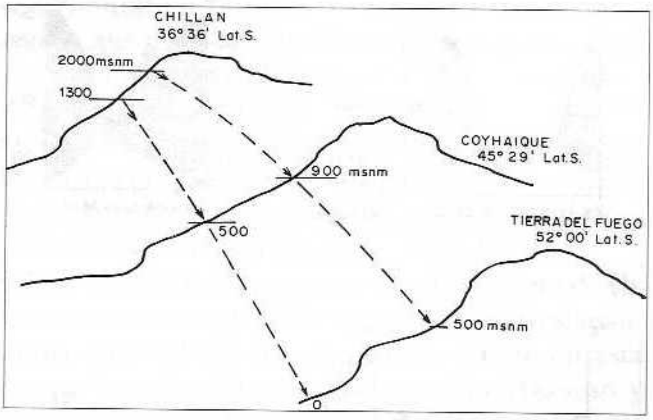


Figura 10.37. – *Perfiles transversales que muestran la distribución altitudinal de* N. pumilio *en Chile (Donoso, 1982b).*

También se encuentra *N. pumilio* formando bosquetes en las partes más altas (1.400 msnm) de la Cordillera de Nahuelbuta, donde también puede asociarse con *Araucaria araucana* y en la Cordillera Pelada (1.000 msnm), donde se encuentra muy escasamente en el sector de bosques de *Fitzroya cupressoides.*

La distribución latitudinal de este tipo forestal parece indicar una enorme amplitud ecológica o rango de tolerancia de la especie. Ello es efectivo en cierto modo, especialmente si se considera el factor precipitación que varía significativamente entre distintos puntos de la distribución, tanto en cuanto a sus montos anuales como a su distribución mensual o estacional (Figura 10.38). En la región mediterránea puede haber montos elevados, por sobre los 1.000 a 1.500 mm de precipitación anual en la Cordillera de los Andes, pero ellos caen en mucho mayor proporción durante 3 a 5 meses de invierno, siendo los veranos muy secos, mientras que en la región valdiviana, por ejemplo, los montos son mayores y mejor distribuidos durante todo el año. En las áreas orientales argentinas, el efecto sombra de lluvia produce una fuerte disminución en las precipitaciones y en la región austral ellas llegan a niveles muy bajos, de hasta 500 a 800 mm anuales. Bajo 400 mm anuales se desarrolla la estepa en lugar de bosque (Hueck, 1978). Sin embargo, es común a toda la distribución la precipitación en forma de nieve, las bajas temperaturas y los fuertes vientos. *N. pumilio* posee limitaciones a las temperaturas extremadamente bajas; por esa razón evita los bolsones de frío en las cordilleras en su distribución septentrional, sitios que son ocupados por *N. antarctica*, especie de mucho mayor plasticidad; se ubica, además, en laderas de microclima moderado, y en la zona austral se desarrolla bien en grandes superficies debido a la pequeña variación diaria de la temperatura derivada de una casi permanente nubosidad. Los constantes vientos en la zona austral, por otra parte, evitan la formación de bolsones de frío y las heladas durante el período cálido (Weinberger, 1973).

En la Cordillera de los Andes, el tipo forestal Lenga crece en suelos volcánicos desarrollados sobre rocas andesíticas y basálticas cubiertas por una capa delgada de cenizas volcánicas o material más grueso de escoria, gravas o arenas (Singer y Morello, 1960; Peralta, 1975; Veblen y Ashton, 1979). En la región de Aysén los suelos de Lenga están desarrollados también sobre material volcánico grueso en la Cordillera y sobre cenizas volcánicas o

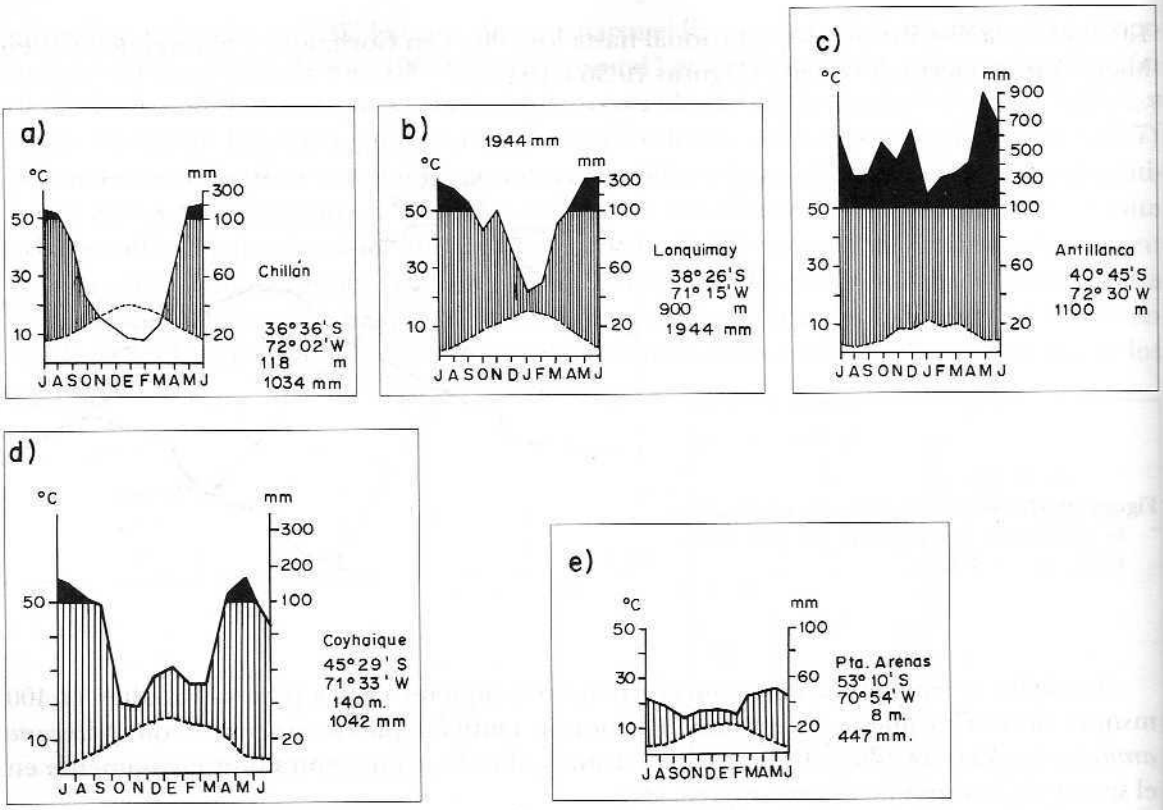


Figura 10.38. – *Diagramas ombrotérmicos típicos para Lenga en diferentes condiciones.* a) *Chillán,* b) *Lonquimay,* c) *Antillanca,* d) *Coyhaique,* e) *Punta Arenas (Donoso, 1981b).*

trumaos de diferente profundidad en los lomajes de menor altitud (Peralta, 1976; Álvarez y Grosse, 1978; Schlatter, 1979). En Magallanes y Tierra del Fuego los suelos se desarrollan esencialmente sobre materiales glaciares (Contreras *et al.* 1975; Benedetto y Giusti, 1977), con suelos ácidos y humus mor. El proceso de podzolización es frecuente (Donoso, 1981 a), especialmente con el aumento de humedad a mayor altitud (Mc Queen, 1976).

En casi toda su distribución, los bosques de *N. pumilio* y los de *N. betuloides* se encuentran colindantes con matorrales de *N. antarctica* o Nirre, especie de gran diversidad morfológica adaptada generalmente a condiciones extremas de sitio (Ramírez *et al.* 1985; Premoli en prensa). Esta especie, que forma generalmente rodales puros, o se asocia con *N. pumilio, N. betuloides* y también con *A. araucana, Fitzroya cupressoides* y *Pilgerodendron uviferum,* podría considerarse como un subtipo del tipo forestal Lenga o, incluso, como un tipo forestal separado, sin valor maderero comercial. Se le encuentra en los límites altitudinales de la vegetación arbórea, como masas locales casi herbáceas en la Cordillera andina de la región mediterránea (observación personal del autor), o como achaparrados y krummholz que constituyen el borde, de un color verde claro, de los rodales de *N. pumilio* en su límite altitudinal. Del mismo modo se encuentran como arbustos en las turberas y como árboles pequeños en los mallines y suelos de extrema humedad, desde áreas altas en los alerzales de la Costa hasta áreas bajas, cerca del nivel del mar en Chiloé y Llanquihue, en la Costa del Pacífico (ñadis), donde se asocia con especies del tipo forestal siempreverde. Crece como especie pionera en deslizamientos de tierra en las áreas dominadas por *Fitzroya cupressoides* en la Cordillera de los Andes y como ejemplares arbóreos en bolsones de frío. Incluso es posible encontrarla bajo condiciones especiales de alta humedad en plena zona mediterránea en medio del tipo forestal Roble-Hualo en la Cordillera de la Costa (Ramírez *et al.*, 1985). Hacia la estepa patagónica, forma parte del ecotono entre los bosques de *Austrocedrus chilensis* y los de *N. pumilio* y la estepa (Weinberger, 1973; Mc Queen, 1976, 1977; Hueck, 1978; Dollenz, 1981; Ramírez *et al.* 1985; Premoli en prensa). Es una especie de gran amplitud ecológica que puede ser muy plástica y que posiblemente desarrolle ecotipos, lo que no está demostrado, razón por la cual se habla de morfotipos (Ramírez *et al.* 1985). Se sugiere también la posiblidad de hibridación con *N. pumilio* (Pisano, 1973).

El tipo forestal Coigüe de Magallanes se presenta como tal, desde los 47° hasta los 56° Lat. sur en las Islas del Cabo de Hornos (Dollenz, 1980), ocupando las islas, archipiélagos y áreas costeras continentales de la región de Magallanes. Hacia el oriente va desapareciendo y transformándose en un bosque transicional hacia el bosque caducifolio de Lenga (Figuras 10.36 y 10.37).

Como bosque, pero fuera del rango del tipo forestal se encuentra en la Cordillera de los Andes desde los 40°30' como bosque puro, o asociado con *N. pumilio* y también traslapándose con los bosques de *N. dombeyi* pertenecientes al tipo forestal siempreverde en esta latitud, en cuyo caso es frecuente encontrar híbridos entre ambas especies (Donoso y Atienza, 1983). También se presenta la especie asociada a bosques de *Fitzroya cupressoides* en ambas cordilleras y se introduce en el ámbito del tipo forestal siempreverde hacia las regiones costeras más al sur, en conjunto con los otros dos *Nothofagus* siempreverdes, con los cuales es frecuente que hibridice (Donoso y Atienza, 1983, 1984). En todos estos casos debe interpretarse sólo como un componente más de los tipos forestales en que esté presente. Como tipo forestal Coigüe de Magallanes debe interpretarse sólo al sur de los 47° sur, donde es dominante y se asocia principalmente con *Drimys winteri, Embothrium coccineum* y *Maytenus magellanica* entre las especies arbóreas. En la parte más septentrional son importantes árboles típicos del siempreverde de más al norte, como *N. nitida, Weinmannia trichosperma* y *Podocarpus nubigena* (Dollenz, 1982).

El clima bajo el cual se desarrolla este tipo forestal es el oceánico húmedo frío con precipitaciones en forma de lluvia que pueden alcanzar hasta los 7.500 mm anuales (Almeyda y Sáez, 1958; Young, 1972) especialmente en el sector septentrional (Figura 10.39). Al sur del paralelo 52° sur la precipitación en forma de nieve se hace más frecuente.

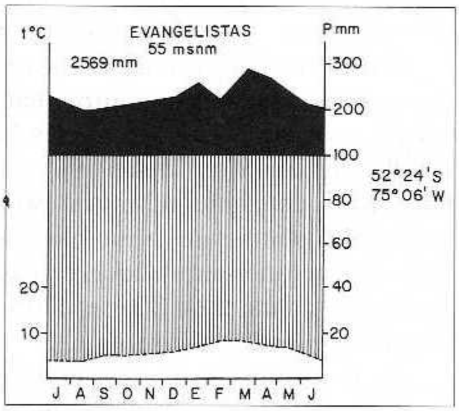


Figura 10.39. – *Diagrama ombrotérmico de las Islas Evangelistas, representativas del clima de gran parte del tipo forestal Coigüe de Magallanes (Donoso, 1981b).*

Los suelos son turbosos, impregnados de agua permanente, delgados en general, con gran cantidad de materia orgánica semi-descompuesta, ácidos y pobres en nutrientes (Holdgate, 1961; Pisano, 1977; Dollenz 1982). El drenaje puede no ser tan malo cuando los bosques se desarrollan sobre rocas en pendientes, lo que es frecuente (Moore, 1978; Dollenz, 1982) (Figura 10.40).

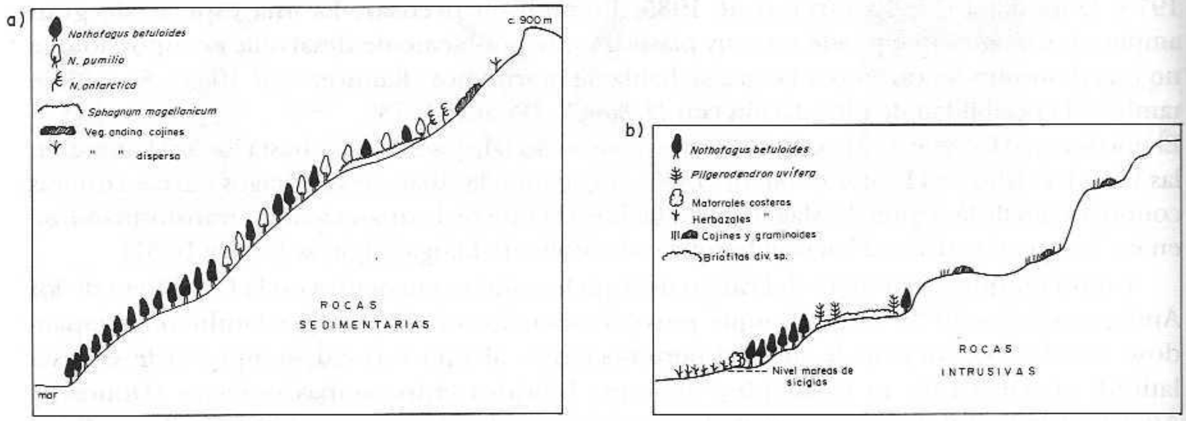

a)
Nothofagus betuloides
N. pumilio
N. antarctica
Sphagnum magellanicum
Veg. andina cojines
" " disperso
c. 900 m
ROCAS SEDIMENTARIAS
mar
b)
Nothofagus betuloides
Pilgerodendron uvifera
Matorrales costeros
Herbazales "
Cojines y graminoides
Briófitas div. sp.
Nivel mareas de sicigias
ROCAS INTRUSIVAS

Figura 10.40. – *Distribución altitudinal de la vegetación en* a) *Isla Riesco, donde se observa la transición hacia* N. pumilio *y en* b) *una isla con alta humedad donde* N. betuloides *se ubica en sectores de mejor drenaje por mayor pendiente (De Dollenz, 1982).*

Dinámica

Como se señaló en los párrafos anteriores, gran parte de los bosques de *N. pumilio*, dentro de su extensa distribución geográfica, se encuentran en la Cordillera de los Andes central-sur entre los 1.100 y los 1.400 msnm (hasta cerca de los 2.000 m en el norte), constituyendo el límite arbóreo altitudinal (Veblen *et al.* 1977 a; Donoso, 1981 b; Veblen *et al.* 1981; Veblen y Donoso, 1987). Por debajo de esos bosques puros se asocia con *N. dombeyi* en el área septentrional y con *N. betuloides* hacia el sur. La asociación con *N. betuloides* se mantiene en Coyhaique, pero en menores altitudes y en Magallanes y Tierra del Fuego, esta situación de tipo ecotonal se encuentra hasta el nivel del mar en las áreas costeras continentales y en las islas (Veblen *et al.* 1977 a y b; Veblen *et al*, 1979 a; Donoso 1981 b; Veblen y Donoso, 1987).

En el límite altitudinal de la vegetación se desarrolla el "krummholz" de *Nothofagus* o los bosques achaparrados, e inmediatamente por debajo los bosques puros. Los efectos de continuas erupciones volcánicas han limitado el desarrollo del límite altitudinal de los árboles, rebajándolo entre 100 y 200 m. Junto con los efectos directos de las erupciones volcánicas, determinan la altura superior de la línea de los árboles, las avalanchas de escoria y nieve, las pendientes inestables y los vientos muy fuertes (Veblen *et al.* 1977 a). A partir de estas alteraciones se producen áreas en que se inicia un proceso sucesional, de tal modo que los límites actuales de la línea altitudinal de los árboles representa el estado de la sucesión después de la alteración.

En los depósitos de escoria derivados de los efectos del vulcanismo se inicia la sucesión mediante la colonización por especies herbáceas, hongos y líquenes, que se establecen como colonias a partir del establecimiento casual de un individuo. Estas agrupaciones inhiben el desplazamiento de escoria, protegiendo el sitio de la erosión y permitiendo el establecimiento de otras plantas (Veblen *et al.*, 1977 a). A partir de esta pradera se establece un matorral que la reemplaza lentamente, en la medida que la escoria se estabiliza. Los arbustos dominantes de este matorral andino son *Empetrum rubrum, Hierochloe utricularia, Rhacomitrium lanuginosum, Pernettya spp., Baccharis magellanica, Maytenus disticha* y *Adesmia retusa.* Este proceso de colonización está bien explicado gráficamente por Veblen *et al.* (1977 a) y Veblen y Ashton (1979). En el matorral, 80 a 100 m por encima del krummholz, se encuentran individuos aislados y postrados de *N. pumilio* y *N. antarctica*, y en las áreas más meridionales, ocasionalmente *N. betuloides.* Esto es un indicador de que las especies de *Nothofagus* están avanzando hacia arriba.

Dentro del krummholz mismo de *N. pumilio-N. antarctica,* individuos erectos de *N. pumilio* se hacen cada vez más frecuentes hacia las menores altitudes. Estos individuos parecen tener la capacidad de transformarse en erectos a partir de krummholz, como lo demuestran algunos vestigios de ramas que quedan en los troncos (Figura 10.41). Aparentemente sólo algunos individuos de *N. antarctica* tienen esta capacidad, conclusión que se obtiene de la experiencia de plantación realizada en Nueva Zelanda en áreas al nivel del mar con plántulas obtenidas del límite altitudinal arbóreo en los Andes australes sudamericanos, las que crecieron como plantas açhaparradas (Wardle, 1971; Veblen *et al.*, 1977 a). Este hecho estaría indicando la posibilidad de existencia de razas en *N. antarctica.* La mayor capacidad de *N. pumilio* que de *N. antarctica* para crecer en forma erecta a partir de krummholz reflejaría que en sitios sin alteración *N. antarctica* será gradualmente reemplazado por *N. pumilio.* Ello se confirma con la abundancia de plántulas de 20 a 50 mm de altura de *N. pumilio* y la muerte de plántulas de *N. antarctica* (Veblen *et al.* 1977 a).

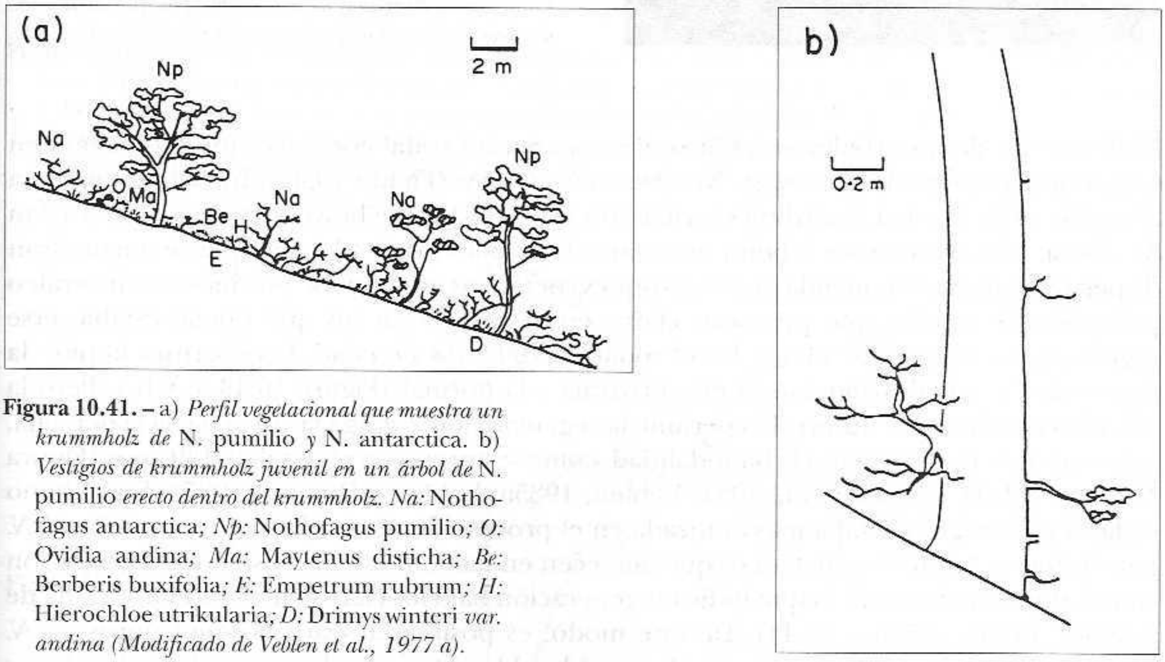


Figura 10.41. – a) *Perfil vegetacional que muestra un krummholz de* N. pumilio *y* N. antarctica. b) *Vestigios de krummholz juvenil en un árbol de* N. pumilio *erecto dentro del krummholz. Na:* Nothofagus antarctica*; Np:* Nothofagus pumilio*; O:* Ovidia andina*; Ma:* Maytenus disticha*; Be:* Berberis buxifolia*; E:* Empetrum rubrum*; H:* Hierochloe utrikularia*; D:* Drimys winteri *var. andina (Modificado de Veblen et al., 1977 a).*

En las áreas con escoria menos estables *N. antarctica* actúa como un pionero con más agresividad que *N. pumilio. N. antarctica* tiene la capacidad de desarrollar raíces adventicias desde las ramas en contacto con el suelo, lo que le permite resistir las periódicas y repetidas depositaciones de escoria. *N. pumilio* en cambio es desarraigado completamente frente a las avalanchas de escoria o nieve (Veblen *et al.* 1977 a). Una relación similar entre ambas especies es descrita por Pisano (1973) para la Península de Brunswick en Magallanes.

Los bosques puros de *N. pumilio* ubicados por debajo del krummholz o de los achaparrados, se presentan como un mosaico de rodales coetáneos originados por avalanchas de nieve que destruyen un rodal o parte de él, cualquiera sea su edad o etapa de desarrollo, dando origen así a un área desnuda donde *N. pumilio* invade masiva y densamente (Figura 10.42).

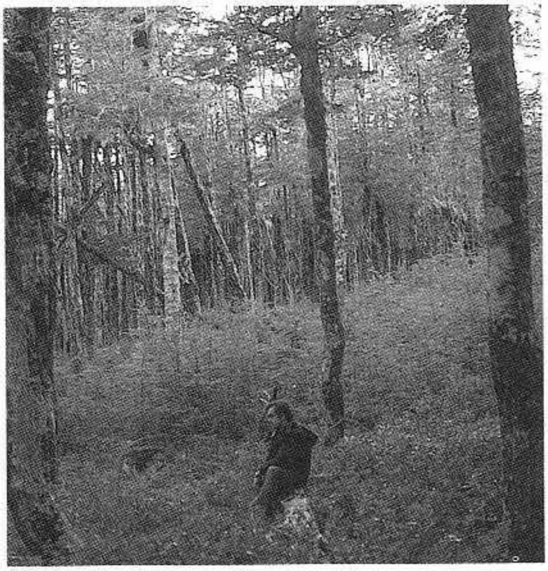


Figura 10.42. – *Regeneración masiva de* Nothofagus pumilio *en bosques puros de la Cordillera de los Andes en Choshuenco, derivados de destrucción por una avalancha de nieve y escoria (Fotografía tomada por el autor en 1979).*

El desarrollo de los árboles en el área abierta crea un rodal coetáneo que evoluciona en forma similar a uno de *N. obliqua, N. alpina* o *N. dombeyi* (Figura 10.42). Inicialmente, hasta 30 o más años de edad, los árboles forman un brinzal o monte bravo muy denso, de 3 a 5 m de altura, que crece entre árboles desarraigados y botados en el suelo que se encuentran dispersos en el área. A medida que los bosques coetáneos maduran se produce un autorraleo por caída de árboles que provocan claros en el bosque en los que puede establecerse regeneración (Figura 10.43 a_2). En el rodal de 100 años de edad, la cobertura impide la regeneración y la distribución es más próxima a la normal (Figura 10.43 a_1 y b_1). Pero la creación de claros por autorraleo permite la regeneración y alarga la curva hacia la derecha, expresándose la tendencia a la bimodalidad, como se aprecia en el rodal de 139 años (Figura 10.43 a_2) y b_2)) (Veblen *et al.*, 1981; Veblen, 1985a; Veblen y Donoso, 1987). Este último rodal representa una etapa más avanzada en el proceso de desarrollo del renoval. En él *N. pumilio* forma bosquetes coetáneos que decrecen en tamaño y en intensidad de agrupación con el aumento de edad, lo que indica regeneración bajo los claros en el dosel por caída de grandes árboles (Figura 10.44). De este modo, es posible en estos bosques puros de *N. pumilio* encontrar rodales coetáneos de considerable extensión derivados de avalanchas u otros fenómenos alogénicos extensivos, hasta pequeños claros de pocos metros de diámetro con algunos árboles de la misma edad creciendo en ellos. Es decir, ésta es una situación en que muy claramente se combinan los factores alogénicos y los autogénicos en la dinámica de bosques.

Por debajo de los bosques puros de *N. pumilio* se desarrollan bosques mixtos de *N. pumilio-N. dombeyi* en las latitudes más septentrionales, los cuales, a su vez, se ubican por encima de los bosques de Coigüe-Raulí-Tepa. Estos rodales pueden originarse también por

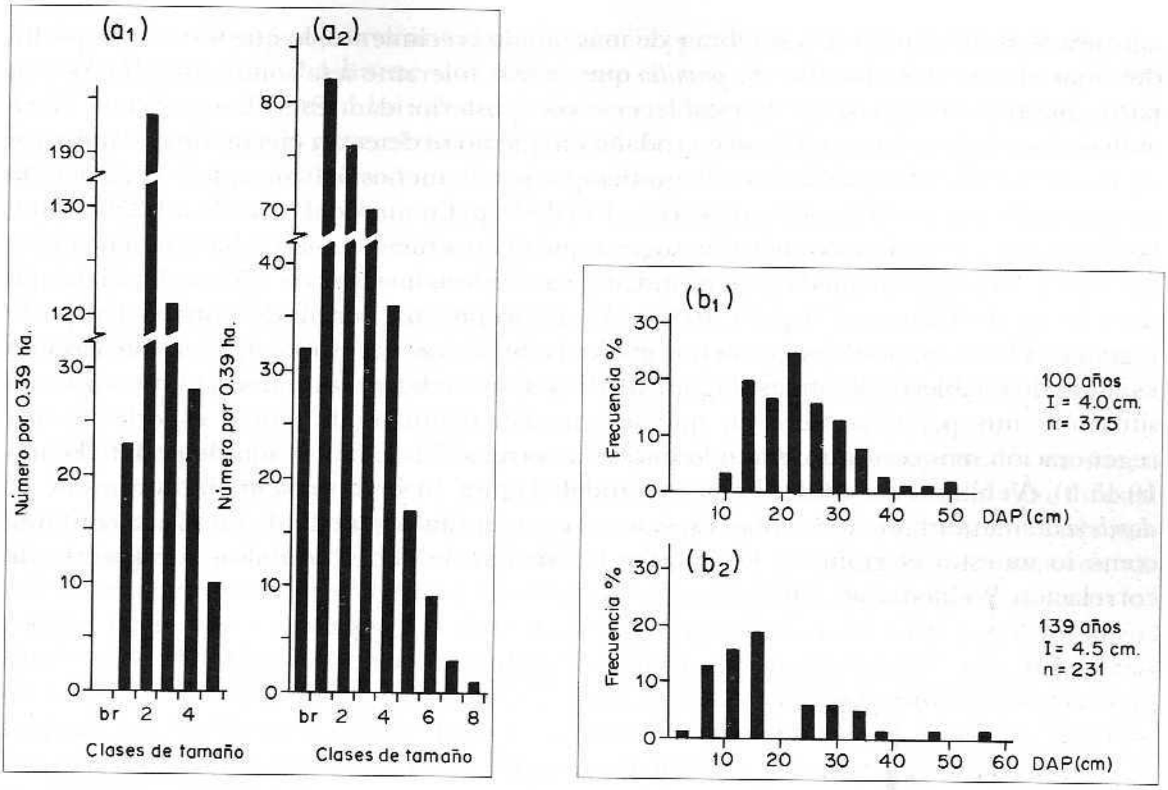


Figura 10.43. – a) *Diagramas de estructura de tamaños de dos rodales puros de* N. pumilio *derivados de una avalancha de nieve 100 y 139 años después, en Choshuenco (a1 y a2). Las clases de tamaño corresponden a brinzales (br) para árboles < 5 cm Dap y - 2 m de altura, y 1 - 8 para árboles en clases de 10 cm Dap desde 5 hasta 85 cm Dap.*
b) *Diagramas para los mismos rodales (b1 y b2), expresados en frecuencias de distribución de los Dap. I= el intervalo de los Dap entre dos barras sucesivas fue determinado dividiendo el rango de diámetros observado en 12 o 13 intervalos iguales (a) Veblen et al., 1981;* b) *Veblen, 1985 a).*

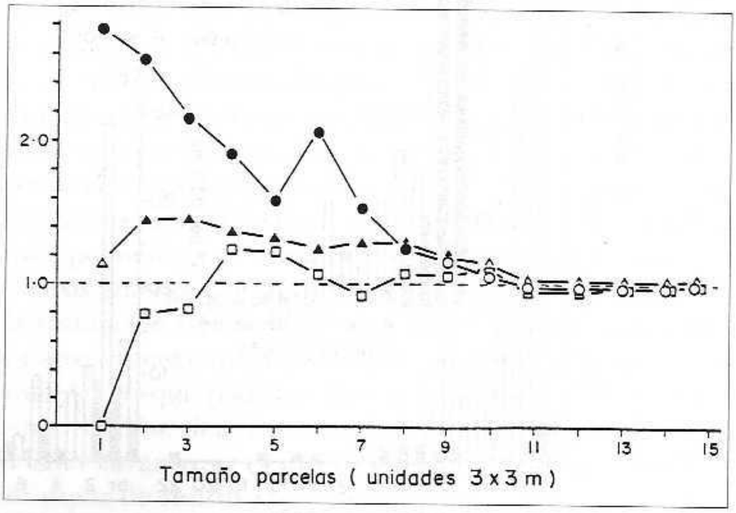


Figura 10.44. – *Valores de Índice de Morisita, I_{δ}, a diferentes tamaños de cuadrado para* N. pumilio *< 15 cm Dap* (o), *15 a 40 cm Dap* (Δ) *y> 40 cm Dap* (□) *en rodal de 139 años de edad, en Choshuenco (Veblen et al., 1981).*

alteraciones masivas, en cuyo caso el área podrá ser colonizada rápidamente por una o ambas especies, que poseen características de pioneras. Ello dependerá de los factores que determinan el origen y desarrollo de una comunidad (Capítulo IV), entre los cuales también es importante considerar el azar. Sin embargo, entre ambas especies *N. dombeyi* es más agresiva, más intolerante a la sombra y de más rápido crecimiento, lo que indica que podrá dominar el área inicialmente. *N. pumilio* que es más tolerante a la sombra tendrá, por su parte, mayores posibilidades de establecerse con posterioridad. Estas interacciones entre ambas especies pueden apreciarse en rodales en que no se detectan efectos de movimientos de masas o avalanchas desde hace largo tiempo, por lo menos 500 años, si se considera la presencia de muchos *Nothofagus* de más de 1 m de Dap. En un rodal ubicado a 1.250 msnm, la distribución de diámetros permite sugerir que el área fue colonizada hace muchos años por *N. dombeyi*, del cual queda gran cantidad de individuos mayores de 1.50 m y hasta de más de 2.50 m de diámetro (Figura 10.45). El autorraleo ha permitido con el tiempo la regeneración de *N. pumilio* y en menor grado, la de *N. dombeyi*, especie que en este caso no es capaz de establecer plántulas (Figura 10.45 a). Otro rodal en la misma área presenta una situación muy parecida, pero en que se aprecian plántulas de ambas especies, y una regeneración más continua, como lo indica la correlación de la función de poder (Figura 10.45 b) (Veblen *et al.*, 1981). Un tercer rodal (Figura 10.45 c) presenta individuos de *N. dombeyi* de menor tamaño y ambas especies se encuentran regenerando en forma continua como lo muestra el gráfico y lo describe la función de poder con altos coeficientes de correlación (Veblen *et al.*, 1981).

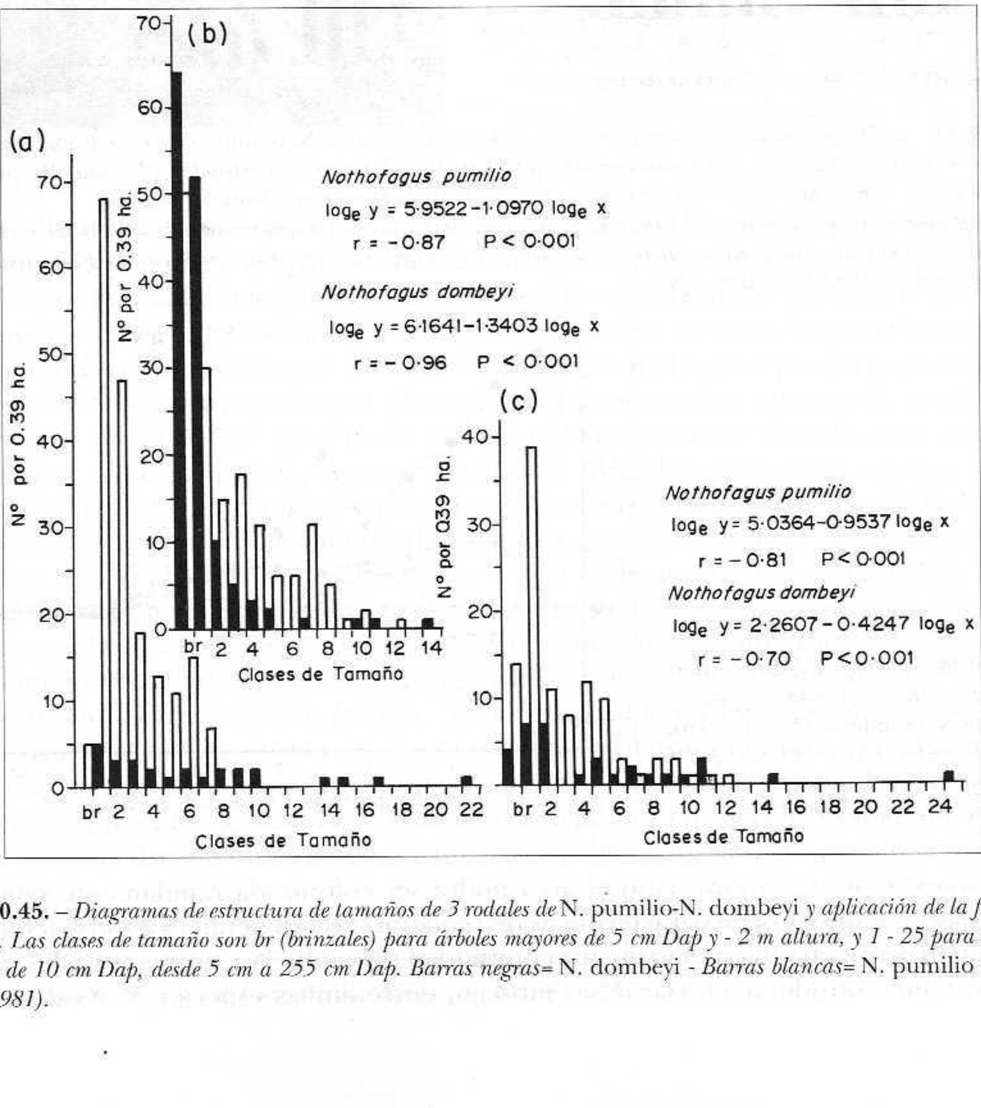


Figura 10.45. – *Diagramas de estructura de tamaños de 3 rodales de* N. pumilio-N. dombeyi *y aplicación de la función de poder. Las clases de tamaño son br (brinzales) para árboles mayores de 5 cm Dap y - 2 m altura, y 1 - 25 para árboles en clases de 10 cm Dap, desde 5 cm a 255 cm Dap. Barras negras=* N. dombeyi - *Barras blancas=* N. pumilio *(Veblen et al., 1981).*

En estos rodales se observa una clara tendencia para *N. pumilio*, al igual que en el rodal puro de 139 años en Choshuenco, a establecerse en pequeños bosquetes coetáneos de 200 a 600 m^2 que se reflejan en los valores de Índice de Morisita en la misma forma que en la Figura 10.44. El patrón general de regeneración de *N. pumilio* consiste en la formación de un bosquete de jóvenes individuos, el que disminuye en extensión (hasta 10 a 40 m^2) y en intensidad de agregación (1 o pocos árboles) en la medida en que los árboles envejecen, debido a la mortalidad en el perímetro del bosquete, causada por el desarrollo de las copas de los árboles mayores que lo rodean. Es decir, una vez más, *N. pumilio* regenera estableciéndose bajo los grandes claros creados por caída de árboles (especialmente de los frondosos individuos de *N. dombeyi*), y adquiriendo una distribución regular (Figura 10.44). Esta estrategia reemplaza a las alteraciones masivas que se encontraban en Choshuenco, por ejemplo.

Sin duda que, aparte de las diferencias notorias encontradas en estos rodales similares, llama la atención el contraste entre ellos, incluidos puros y mixtos y los del tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa, en el cual la falta de regeneración en los rodales primarios es casi total. La razón principal de esta diferencia está en la ausencia en los diferentes estratos, de tolerantes como *Laurelia philippiana, Dasyphyllum diacanthoides* y *Saxegothaea conspicua* en los rodales de mayores altitudes. Las diferencias en regeneración de estos rodales y otros similares de altas elevaciones en la Cordillera de los Andes son atribuibles a las influencias de las especies de sotobosque sobre la germinación de las semillas y el establecimiento de las plántulas (Veblen *et al.*, 1981). La especie dominante en el sotobosque en estas altitudes es *Chusquea tenuiflora*, que posee culmos delgados y flexibles, y alcanza a 2.5 m de altura. Con el aumento de altitud desaparece gradualmente, debido a que es poco resistente a las más bajas temperaturas y períodos vegetativos más cortos que encuentra a mayor altitud. A esta altitud es reemplazado generalmente por *Drimys winteri* var. *andina* (Veblen *et al.* 1981). Los efectos negativos de *Chusquea* sobre la regeneración se relacionan con sus alturas máximas y, especialmente, con sus porcentajes de cobertura media en el rodal (Tabla 10.18).

En los rodales de *N. pumilio-N. dombeyi* a 1.250 msnm, con frecuencia de *Chusquea tenuiflora* de 100%, más de 80% de cobertura media y 1,80 m de altura media máxima, hay escasa regeneración. En cambio, en el rodal a 1.200 msnm en que los valores son muy bajos y además, la especie es *Chusquea culeou* (menor altitud), las plántulas de ambos *Nothofagus* son muy abundantes. Dada la densa y homogénea distribución de *Ch. tenuiflora* en los rodales a 1.250 m (Tabla 10.18) es sorprendente que ocurra algo de regeneración en ellos. La regeneración de los *Nothofagus* en estas condiciones se explica por la influencia del dosel arbóreo sobre el microambiente del sotobosque. Efectivamente, se observa que bajo los claros mayores, *Ch. tenuiflora* es más pequeña, posee menor densidad y aporta menos cobertura (Tabla 10.19). En estos claros emergen brinzales de *N. pumilio* por encima del dosel de *Chusquea*, explicando así la formación de bosquetes coetáneos. En estos claros de mayor extensión la acumulación de nieve es mayor que en los claros pequeños, y permanece en ellos por más tiempo que en el resto del bosque (Donoso, 1981a; Veblen *et al.*, 1981). Esto significa que los sitios bajo claros en el bosque tienen un período vegetativo más corto y, además, temperaturas mínimas más bajas durante ese período (Tabla 10.20) (Figura 10.46).

Chusquea tenuiflora parece no ser capaz de resistir las bajas temperaturas y los períodos vegetativos muy cortos, como los de *N. pumilio* y *Drimys winteri* var. *andina*.

Nothofagus dombeyi, a su vez, si no cuenta con una alteración masiva que le deja el campo abierto para colonizar agresivamente, es capaz de establecerse en claros mayores que aquellos requeridos por *N. pumilio*, y sobre todo sobre los grandes troncos caídos, de 1 a 2 m de diámetro, sobre los cuales las plántulas pueden alcanzar suficiente luz, ya que la altura

Tabla 10.18. – Porcentaje de ocurrencia o frecuencia, porcentaje de cobertura media, y altura máxima media (- error estándar) de especies de *Chusquea* en rodales de *N. pumilio* y *N. pumilio-N. dombeyi* en la Cordillera de los Andes.

Rodal y especie (altitud y exposición)	Frecuencia (% ocurrencia)	% Cobertura media	Altura máxima media
N. pumilio puro			
1.200 m. S.O.			
Chusquea tenuiflora	2,3	0,3	—
Drimys winteri var. andina	53,9	6,0	—
1.120 m. S.O.			
Chusquea tenuiflora	100,0	85,2	1,60 ± 0,07
N. pumilio - N. dombeyi			
1.250 m. plano			
Chusquea tenuiflora	100,0	82,2	1,88 ± 0,03
1.250 m.			
Chusquea tenuiflora	100,0	84,8	1,77 ± 0,04
1.200 m.			
Chusquea culeou	21,3	5,4	2,35 ± 0,65

Fuente: Veblen *et al.*, 1981.

de *Chusquea* es generalmente menor de 2 m. De hecho, entre el 93 y el 97% de las plántulas de *N. dombeyi* encontradas en los tres rodales de *N. pumilio-N. dombeyi* estudiados se presentaron sobre troncos caídos. Algunas de estas plántulas logran crecer y establecer sus raíces en el suelo; se demuestra porque en ocasiones se encuentran individuos adultos creciendo sobre troncos y por las grandes raíces con altos contrafuertes que dejan un hueco por debajo correspondiente al tronco nodriza ya descompuesto.

Más al sur de la Cordillera andina valdiviana, *N. dombeyi* es sustituido generalmente por *N. betuloides* en su asociación con *N. pumilio.* En estos bosques cordilleranos de altura también domina en el sotobosque la especie *Chusquea tenuiflora,* cuya interacción con la regeneración de *Nothofagus* es también muy importante, pero algo diferente que en los casos ya analizados. Numerosos trabajos han sido publicados por Veblen y colaboradores en esta materia (Veblen *et al.*, 1977 a, 1977 b, 1979a; Veblen, 1979; Donoso, 1981 b; Veblen y Donoso, 1987). En estos bosques al igual que en los de *N. dombeyi-N. pumilio,* el siempreverde, en este caso *N. betuloides,* forma un estrato emergente de árboles de 24 a 30 m de altura, sobresaliendo 2 a 5 m por encima de un segundo estrato formado por el caducifolio *N. pumilio,* y con un sotobosque dominado por *Chusquea tenuiflora* de 1 a 2 m de altura y ejemplares más pequeños de *Drimys winteri* var. *andina* (Veblen *et al.*, 1979a). El análisis de la estructura de

Tabla 10.19.- Alturas máximas medias de *Chusquea tenuiflora* en secciones de 1 m de transectos de 30 - 50 m orientados al azar pasando a través de claros en el dosel y de bosques adyacentes. Las diferencias de altura fueros sujetas a una prueba U de Mann-Whitney.

Tamaño aproximado del claro (m):	Primer claro (30 x 26)		Segundo claro (21 x 25)		Tercer claro 37 x 17		Cuarto claro 16 x 14	
	Claro	Bosque	Claro	Bosque	Claro	Bosque	Claro	Bosque
N° de mediciones de altura:	42	58	30	50	37	13	14	16
Promedio (metros):	1,43	1,96	1,44	2,00	1,64	1,93	1,59	1,76
Error estándar:	0,04	0,04	0,06	0,05	0,04	0,09	0,04	0,05
p :	-0,001		-0,001		-0,004		-0,02	

Fuente: Veblen *et al.*, 1981.

Tabla 10.20. – Temperaturas mínimas medias a 10 cm sobre el suelo en un claro de 30 x 25 m y bajo dosel del bosque adyacente de *N. betuloides* y *N. pumilio* en Antillanca. Las diferencias entre los valores fueron sometidas a una prueba t de dos colas.

Fecha y tiempo de la noche anterior	Temperatura media (°C) En el claro	Bajo el bosque	P
19 noviembre 1976 Neblina y lluvia	4,9	5,1	N.S.
21 noviembre 1976 Claro	- 2,6	0,9	- 0,01
19 diciembre 1976 Nublado	4,4	5,9	- 0,01
14 febrero 1977 Claro	- 3,6	0,6	- 0,001

Fuente: Veblen *et al.*, 1979a.

estos bosques (Figura 10.47) muestra una abundancia de regeneración de *N. betuloides* frente a una escasez relativa de individuos menores de *N. pumilio.* Bajo los doseles densos de *N. betuloides* no se encuentra regeneración exitosa de *N. pumilio.* Sólo se encuentran plántulas de 2 a 5 m de altura de *N. pumilio* en toda el área del bosque mixto, pero brinzales de 1 a 3 m de altura sólo se hallan bajo claros de tamaño considerable. La estructura poblacional de *N. betuloides,* en cambio, indica que es capaz de regenerar y establecerse bajo doseles densos de ambas especies. La alta frecuencia de individuos de *N. pumilio* entre 16 y 45 cm Dap sugiere una colonización masiva de la especie en el área como consecuencia de la erupción

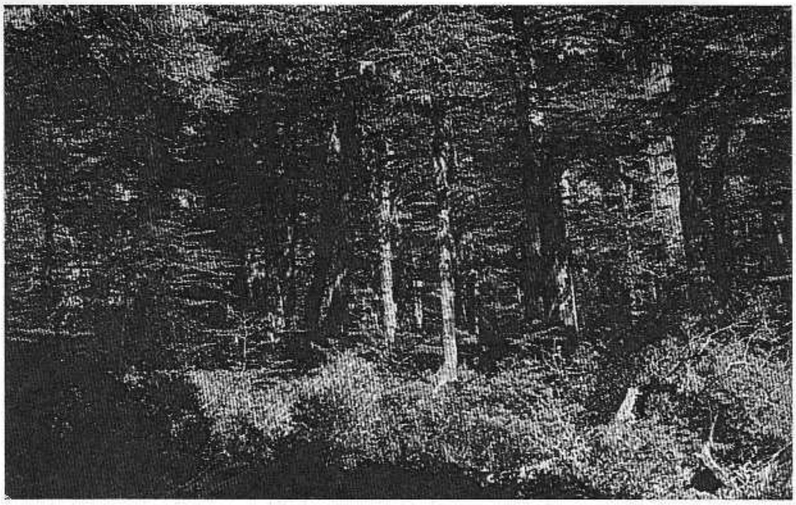


Figura 10.46. – *Rodal de* Nothofagus pumilio-N. dombeyi *en la Cordillera de los Andes de Valdivia, mostrando la regeneración producida en los claros (Fotografía tomada por el autor en 1980).*

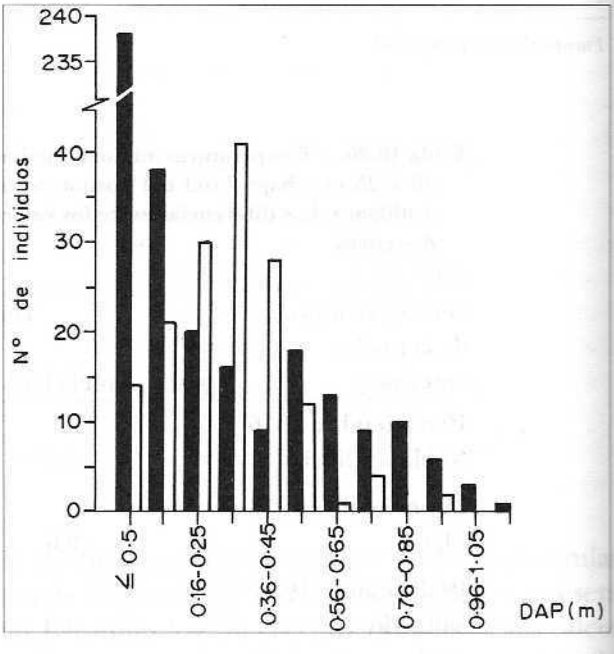


Figura 10.47. – *Diagrama de frecuencias de clases de tamaño en rodales mixtos de* N. pumilio-N. betuloides. *Las barras en negro corresponden a* N. betuloides *(Veblen et al., 1979 a).*

volcánica ocurrida 150 a 200 años atrás en un volcán del sector, que abrió fuertemente el dosel sin destruir totalmente el bosque como lo demuestra la permanencia de grandes árboles de mayor edad. Posteriormente, no ocurriendo una nueva alteración masiva, *N. betuloides* parece estar reemplazando a *N. pumilio.* Este hecho muestra que *N. betuloides* sería una especie más tolerante que *N. pumilio* y por consiguiente, mucho más tolerante que su congénere siempreverde *N. dombeyi,* la que, a su vez, tolera mucho mejor los sitios secos y las altas temperaturas (Weinberger, 1973; Veblen 1979). No habiendo eventos catastróficos, la regeneración de *N. pumilio* dependerá de formación de claros por efectos de caídas de árboles o, eventualmente, de destrucción por avalanchas (Veblen *et al.*, 1977 a, 1977 b).

Mientras que el desarrollo y diversidad de especies de sotobosque es mayor en los sitios dominados por *N. pumilio* en aquellos bajo *N. betuloides* es menor la diversidad pero domina ampliamente *Chusquea tenuiflora*, tanto en frecuencia como en densidad y tamaño. La explicación de este hecho se encuentra en que el período vegetativo es más largo debido a un más rápido derretimiento de la nieve, bajo los árboles siempreverdes que bajo los caducifolios (Veblen *et al.*, 1977 b). La mayor tolerancia de *N. betuloides* permite su regeneración en estas condiciones de sotobosque, pero a medida que avanza la sucesión, la densidad de *Chusquea* bajo *N. betuloides* puede llegar a ser tan alta que impide también la regeneración del *Nothofagus* siempreverde. Veblen *et al.* (1977 a, 1977 b, 1979) y Veblen y Donoso (1987), sugieren que, del mismo modo como ha sido comprobado para *Chusquea quila* (Quila) (1979 y 1992-1993, observación personal), y para *Chusquea culeou* (Coligüe o Caña) (Hosseus, 1915; Gunckel, 1948), *Chusquea tenuiflora*, el Tihuén, podría florecer masiva y sincrónicamente. Después de la floración, los bambúes mueren e inician un desarrollo muy lento a partir de semillas. Ese período puede ser aprovechado por los *Nothofagus* para establecer nuevamente su regeneración en el área (Veblen, 1979).

Hacia el sur, en la región de Aysén y de Magallanes y Tierra del Fuego, a ambos lados de la Cordillera de los Andes se presentan también los bosques puros de *N. pumilio* y bosques mixtos de *N. pumilio-N. betuloides.* Estos bosques son muy parecidos a los de más al norte y comparten muchos géneros y especies; sin embargo una diferencia fundamental entre ellos es la ausencia en los bosques meridionales de especies de *Chusquea* (Pisano, 1973; Pisano y Dimitri, 1973; Veblen *et al.* 1979a). Este hecho puede atribuirse a la poca resistencia a las bajas temperaturas y al período vegetativo más corto con que se encuentran estas últimas especies en las regiones australes.

Para los bosques puros de *N. pumilio* nuevamente se encuentra planteada la hipótesis de dinámica de fases de un ciclo de desarrollo natural de estos bosques. Así lo plantean Álvarez y Grosse (1978) para bosques de Alto Mañihuales en Aysén, Schmidt y Urzúa (1982) y Schmidt y Cruz (1990) para bosques de Magallanes. En esta oportunidad ellos distinguen las fases de:

— Desmoronamiento con regeneración avanzada,
— Crecimiento óptimo,
— Envejecimiento,
— Desmoronamiento.

Como ya se discutió para el caso de bosques de *N. glauca*, ésta es una interpretación conceptualmente errada, que debe entenderse como dinámica de claros. El ciclo de las fases es un ciclo de vida, que es válido para un individuo, o para cualquier ser viviente, pero no para un rodal o para una comunidad.

Schlegel *et al.* (1979) muestran, en un estudio en Coyhaique, que en sectores con alteraciones frecuentes derivadas de caídas individuales o múltiples de árboles por efecto de pendiente, nieve, viento y desprendimiento de rocas, se producen aberturas importantes del dosel que permiten una continua regeneración (Figuras 10.48 a y 5.16). En rodales ubicados en terrenos más estables y con mayor desarrollo (Schlatter, 1979), y planos, se produce una menor frecuencia de caída de árboles, y la regeneración tiene más dificultad para establecerse y es menos abundante (Figuras 10.48 b y c). Esta variación en el establecimiento de la regeneración se ve hasta cierto punto reflejada también en la cantidad de plántulas y está relacionada con la luminosidad que llega al sotobosque (Tabla 10.21).

Del mismo modo, en Argentina, Parque Nacional Los Glaciares, Pisano y Dimitri (1973) muestran que en las comunidades boscosas con escasa alteración también es escasa la regeneración; en cambio, se encuentra una abundante reproducción de *N. pumilio*, en

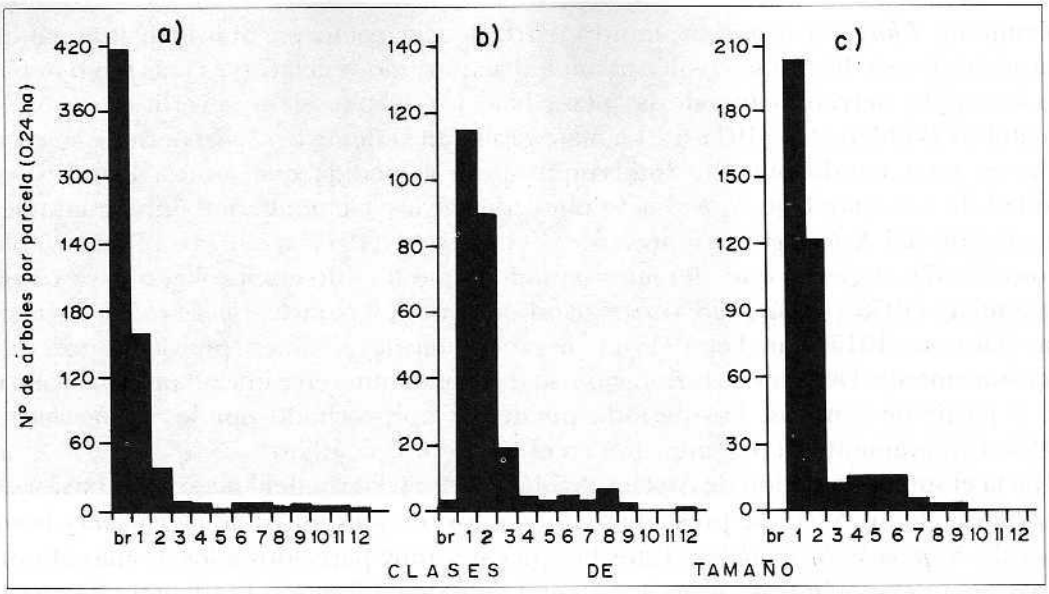


Figura 10.48. – *Diagrama de estructura de clases de tamaño de tres rodales de* N. pumilio *con diferentes niveles de regeneración. Las clases de tamaño son br (brinzales) para árboles - 5 cm Dap y - 2 m de altura y 1 - 12 para árboles en clases de Dap de 10 cm desde 5 hasta 125 cm (Veblen et al., 1981).*

Tabla 10.21. – Porcentaje de luminosidad a 1,9 m de altura del suelo y número de plántulas por hectárea evaluados en n parcelas de 1 x 2 m ± error estándar, en tres rodales de *N. pumilio* en Coyhaique.

Valores	Mano negra (altitud media)	Mano negra (mayor altitud)	Laguna verde (mayor pendiente)
% luminosidad total	21,6 ± 3,6	10,9 ± 0,8	40,9 ± 14,1
Número de plántulas por hectárea	282.070 ± 30.860	57.680 ± 4.560	149.860 ± 30.500

Fuente: Schlegel *et al.*, 1979.

terrenos en que han ocurrido incendios o en los que el bosque ha sido destruido por acción glaciar.

Según Armesto *et al.* (1991), en el área del Parque Nacional Torres del Paine, en Magallanes, se puede asumir que la primera especie pionera en campos de morrenas de glaciares sería *N. betuloides*, debido a que toleraría más bajos niveles de nitrógeno orgánico, propios de estas áreas primarias. *N. antarctica* invadiría 5 a 7 años después que los primeros *N. betuloides* han colonizado las morrenas. De acuerdo con Armesto *et al.* (op. cit.), *N. pumilio* tendría los más altos requerimientos de nitrógeno y sería un invasor tardío que, eventualmente, remplazaría a las otras especies. Las propiedades químicas de la hojarasca bajo *N. betuloides* y *N. pumilio* en Antillanca no presentan diferencias significativas, lo cual no apoyaría esta hipótesis en lo que se relaciona con el Nitrógeno (Veblen *et al.*, 1979b). Por otra parte, la secuencia sucesional en estas áreas de postglaciación estaría de acuerdo en forma muy general, con lo señalado por Pisano (1978). Por otra parte, los crecimientos, que son mayores para *N. betuloides*, seguidos por los de *N. antarctica* y luego *N. pumilio*, serían también consistentes con la hipótesis de Armesto *et al.* (1991).

N. pumilio sería la etapa sucesional más avanzada en estas áreas, representada por rodales puros dominados por grandes árboles viejos con pocos o ningún brinzal. Las distribuciones diamétricas (Figura 10.49 a, b, c) sugieren que la regeneración ha ocurrido raramente en los últimos 80 años, y que se produce mediante pulsos esporádicos que pueden relacionarse con alteraciones masivas que abren el dosel. Los grandes y viejos individuos van muriendo individual y gradualmente en los bosques sin alteración y pueden caer solos o en grupos por efectos de tormentas de viento, desarrollando claros de tamaños variados y el medio ambiente adecuado para la regeneración de la especie en bosquetes de tipo coetáneo, lo que corresponde con la interpretación de Schmidt y Urzúa (1982), pero en el sentido del desarrollo de un mosaico de situaciones diferentes que varían en el espacio y en el tiempo pero que, de ningún modo constituyen fases que se desarrollen en un mismo espacio a lo largo del tiempo en un proceso cíclico que se repite una y otra vez.

La interpretación de *N. betuloides* como una especie pionera inicial y de *N. pumilio* como

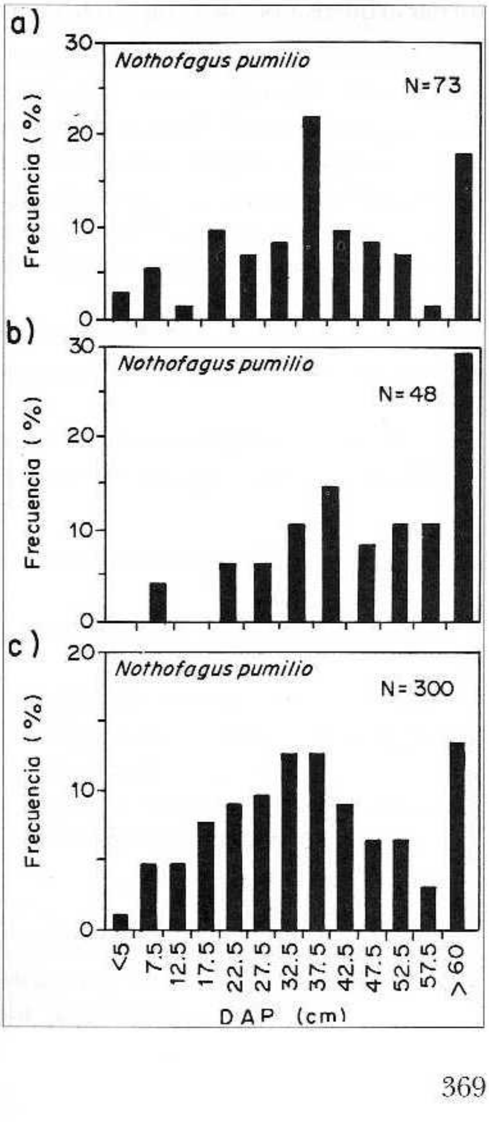


Figura 10.49. – *Distribución de tamaños de tres poblaciones de* N. pumilio *en el Parque Nacional Torres del Paine:* a) *Refugio Zapata,* b) *Lazo,* c) *Valle de los Perros. Valores en las abscisas corresponden a los puntos medios de cada clase en Dap (de Armesto et al., 1991).*

una colonizadora tardía resulta contradictoria con las características de tolerancia a la sombra atribuidas a ambas especies. Si *N. betuloides* es más tolerante, se adecuaría más a una condición de colonizadora posterior o a una etapa sucesional avanzada, que *N. pumilio*. Probablemente una mayor resistencia a las condiciones de bajas temperaturas y al viento fuerte u otros tipos de requerimientos de ambas especies en las condiciones extremas de Magallanes, podrían explicar esta contradicción, explicando una mayor capacidad colonizadora de *N. betuloides* en este medioambiente.

Según observaciones de Pisano (comunicación personal) los bosques de *N. betuloides* en Magallanes son multietáneos, muy densos y con abundante regeneración. Pero sus observaciones señalan, más que nada, una gran variabilidad en cuanto a regeneración. Mezclado con *Drimys winteri*, se observa que esta especie, pero no *N. betuloides*, se desarrolla en los claros. *N. betuloides* es colonizadora, corroborando lo señalado por Armesto *et al.* (1991) de territorios en proceso de deglaciación y roqueríos de zonas muy lluviosas (≥ 3.000 mm anuales), donde se establece en grietas y fisuras de rocas cristalinas. También invade junto con *N. antarctica*, en forma arbustiva, turberas de *Astelia pumila* y *Donatia fascicularis*. Pisano confirma también que *N. betuloides* presenta más resistencia al frío que *N. pumilio* y que es capaz de formar un krummholz muy denso y de mantenerse cubierto de nieve durante 6 meses o más en territorios altos. En el Archipiélago de Cabo de Hornos se encuentra en forma arbustiva bordeando suelos con permafrost en 500 msnm.

CAPÍTULO XI

ESTRUCTURA Y DINÁMICA DE LOS BOSQUES DOMINADOS POR ESPECIES DE CONÍFERAS

1. **Introducción**

Las especies de Coníferas propias de los bosques templados de Chile y Argentina son nueve, distribuidas en tres familias y ocho géneros. Ellas son:

- Familia Araucariáceas:
  Araucaria araucana (Mol) Kock
- Familia Cupresáceas: *Fitzroya cupressoides, Pilgerodendron uviferum, Austrocedrus chilensis.*
- Familia Podocarpáceas: *Podocarpus saligna, Podocarpus nubigena, Saxegothaea conspicua, Prumnopytis andina, Dacrydium fonckii.*

Estas especies de coníferas constituyen elementos florísticos de once de los doce tipos forestales de Chile. Sólo se encuentran ausentes de los tipos forestales esclerófilo y Palma chilena propios de la zona mediterránea, aun cuando en zonas ecotonales del tipo esclerófilo hacia la Cordillera de los Andes es posible encontrar ejemplares de *Austrocedrus chilensis.* Por otra parte, el tipo forestal Lenga, por razones de definiciones legales no presentaría tampoco en su composición especies de coníferas; sin embargo, se asocia en las partes septentrionales de su distribución con *Araucaria araucana,* con *Fitzroya cupressoides* y, eventualmente, con *Austrocedrus chilensis.* En la región austral puede encontrarse también con *Pilgerodendron uviferum* en zonas ecotonales.

La conífera enana *Dacrydium fonckii* se desarrolla en condiciones de tundra y de extrema humedad desde la Cordillera Pelada (costa de Valdivia) hasta 53°24' sur en Tierra del Fuego (Fuenzalida, 1965; Pisano, 1975).

Los tipos forestales en que las Coníferas son dominantes y le dan su nombre, son los que se indican. Veblen y Schlegel (1982) clasifican entre los bosques siempreverdes de coníferas sin latifoliadas a estos mismos tipos forestales.

- Tipo forestal *Araucaria.* Esta especie sólo se presenta asociada marginalmente a *Austrocedrus chilensis* en Argentina.
- Tipo forestal *Alerce,* asociado frecuentemente con las coníferas *Pilgerodendron uviferum* y con *Podocarpus nubigena* y *Saxegothaea conspicua.*
- Tipo forestal *Ciprés de las Guaitecas,* en el que se encuentran también *Podocarpus nubigena, Saxegothaea conspicua* y, además, *Dacrydium fonckii.* Cuando se asocia con *Fitzroya cupressoides* el tipo forestal pasa a llamarse Alerce, por definición legal.
- Tipo forestal *Ciprés de la Cordillera,* que generalmente no se asocia con otras coníferas, salvo muy marginalmente con *Prumnopytis andina* o con *Podocarpus saligna* en Chile y con *Araucaria araucana* en Argentina.

La especie *Podocarpus saligna* forma bosques de altura en la región mediterránea andina, que ocupan superficies relativamente reducidas. Sin embargo, no se ha clasificado como tipo forestal, y se incluye en el tipo forestal Roble-Hualo, por pertenencia geográfica.

2. Tipo forestal Araucaria

Antecedentes y descripción

Las características particulares de la especie *Araucaria araucana* que le dan una fisionomía de gran calidad estética y espectacularidad a los bosques que ella forma, hacen perfectamente distinguibles a estos bosques de cualesquiera otros en la región de los bosques templados sudamericanos. Sólo pueden parecerse a ellos los bosques constituidos por las otras especies de *Araucaria* en Australia e islas de Oceanía y los bosques de *A. angustifolia* en el sur del Brasil y la provincia de Misiones en Argentina. Estos otros bosques de *Araucaria* son parecidos a los de *A. araucana* por el aspecto de los árboles, pero el entorno de alta cordillera, volcanes andinos nevados y lagos de glaciares hacen totalmente únicos a los bosques del Pehuén, nombre que dan a este árbol los indígenas pehuenches del pueblo mapuche de Chile-Argentina.

La espectacularidad de estos bosques ha permitido que hayan sido siempre identificados como un tipo de vegetación o tipo forestal en muchas clasificaciones. Fuenzalida (1965) y Pisano (1954) distinguen al bosque de *Araucaria araucana*, y Hueck (1978) se refiere, como un conjunto, a la región de los bosques de *Araucaria* y *Libocedrus (Austrocedrus chilensis)*. La clasificación preliminar del bosque nativo de Chile (Yudelevich *et al.*, 1967) identifica a estos bosques como tipo forestal Araucaria y lo mismo hace la clasificación oficial actual (Donoso 1981 b). Veblen y Schlegel (1982) ubican a los bosques de *Araucaria araucana* como uno de los bosques de coníferas sin latifoliadas dentro de los bosques principalmente siempreverdes. Oberdorfer (1960) los identifica como Carici-Araucarietum.

Uno de los estudios más completos realizados en *A. araucana* es el de Montaldo (1974), sobre la bioecología de la especie y recientemente el de Burns (1991) para los bosques de Araucaria de Argentina. Su distribución geográfica es bastante precisa. Se encuentran dos áreas claramente discontinuas (Figura 11.1). La masa de los bosques se ubica en la Cordillera de los Andes, empezando en el norte en los 37°27' lat. sur, cerca de la Laguna Laja y el Volcán Antuco (Yudelevich *et al.*, 1967; Montaldo, 1974) y llegando hacia el sur hasta los 40°03' lat. sur, en las cercanías del Lago Lolog por la vertiente oriental argentina de la Cordillera (Tortorelli, 1956; Montaldo, 1974). En esta cordillera se ubica entre los 900 y los 1.700 msnm, límites que son más altos en la región septentrional y van disminuyendo hacia el sur (Veblen y Schlegel, 1982). En esta región los bosques de Araucaria limitan con las nieves eternas en los límites de la vegetación arbórea en altitud y se conectan entre ambas vertientes por los valles andinos, o simplemente constituyen poblaciones discontinuas a ambos lados de la Cordillera. Hacia menores altitudes por el sector chileno los bosques de Araucaria, asociados generalmente con *N. pumilio* y *N. antarctica* en las mayores altitudes, limitan finalmente con los tipos forestales Roble-Raulí-Coigüe y Coigüe-Raulí-Tepa, normalmente a través de su asociación con *N. dombeyi* (Donoso, 1981 b). Hacia el este, en el sector argentino, el bosque de Araucaria se va perdiendo a través de individuos o grupos de árboles aislados y a veces bosquetes muy puros, hacia la estepa patagónica, alcanzando hasta 600 msnm (Hueck, 1978) (Figura 11.2).

En la Cordillera de la Costa los bosques de Araucaria se encuentran exclusivamente en la Cordillera de Nahuelbuta en dos poblaciones relativamente pequeñas (Figuras 11.1, 11.3 y 10.23), la más septentrional entre los 37°40' y los 37°50' lat. sur y entre los 1.000 y los 1.400 msnm y la más meridional, con alrededor de 1.000 hectáreas, a altitudes de alrededor de los 600 msnm y en los 38°40' lat. sur (Montaldo, 1974; Donoso, 1981 b). En los puntos más elevados de la Cordillera de Nahuelbuta se asocia con *N. pumilio* y más frecuentemente en

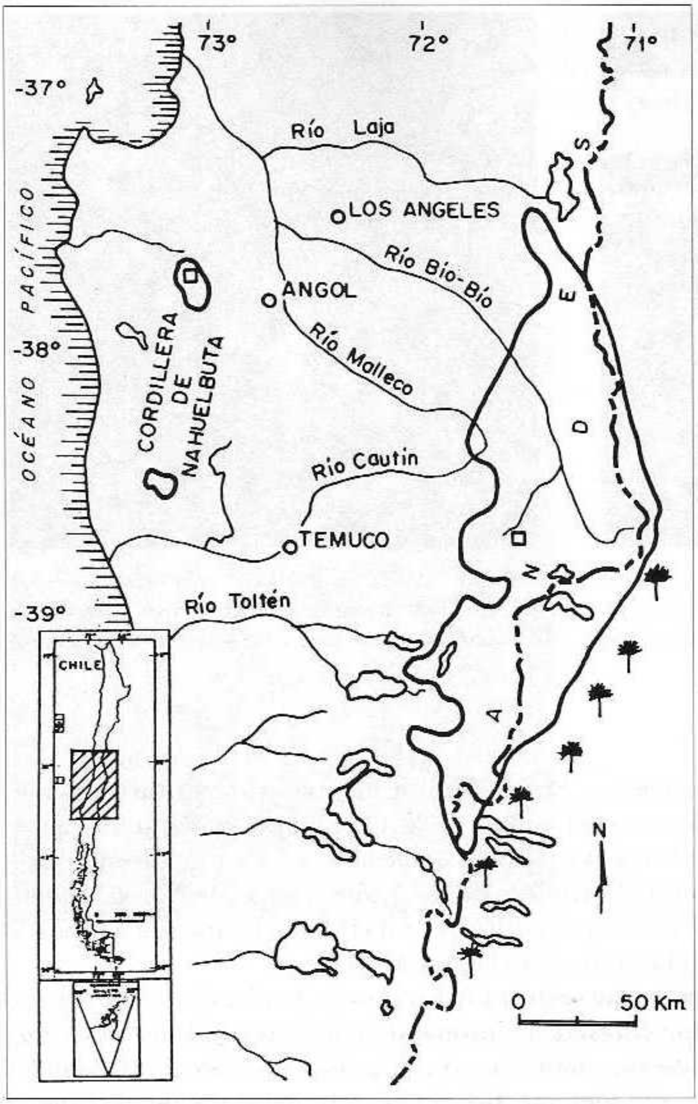

73°
72°
71°
-37°
-38°
-39°
Río Laja
LOS ANGELES
Río Bio-Bío
ANGOL
Río Malleco
Río Cautín
TEMUCO
Río Toltén
OCÉANO PACÍFICO
CORDILLERA DE NAHUELBUTA
S
E
D
N
A
CHILE
N
0
50 Km

Figura 11.1. – *Mapa de distribución geográfica de* Araucaria araucana *en Chile y Argentina (Según Veblen, 1982).*

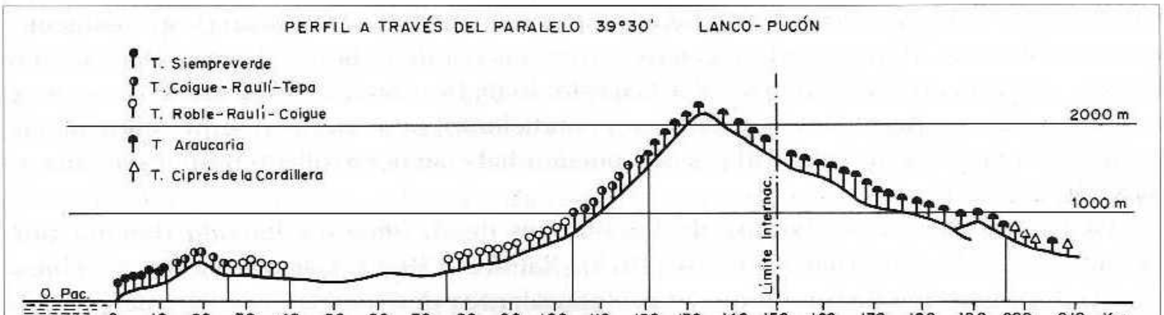

PERFIL A TRAVÉS DEL PARALELO 39°30' LANCO- PUCÓN
T. Siempreverde
T. Coigue - Raulí-Tepa
T. Roble - Raulí - Coigue
T Araucaria
T. Ciprés de la Cordillera
2000 m
1000 m
Límite Internac.
O. Pac.
0
10
20
30
40
50
60
70
80
90
100
110
120
130
140
150
160
170
180
190
200
210
Km
73°00'
45'
30'
15'
72°00'
45'
30'
15'
71°00'
45'
Meridianos del perfil

Figura 11.2. – *Perfil transversal a la altura de los 39°30' Lat. sur, que muestra la distribución de* Araucaria araucana *en relación con otros tipos forestales y de vegetación (Donoso, 1981b).*

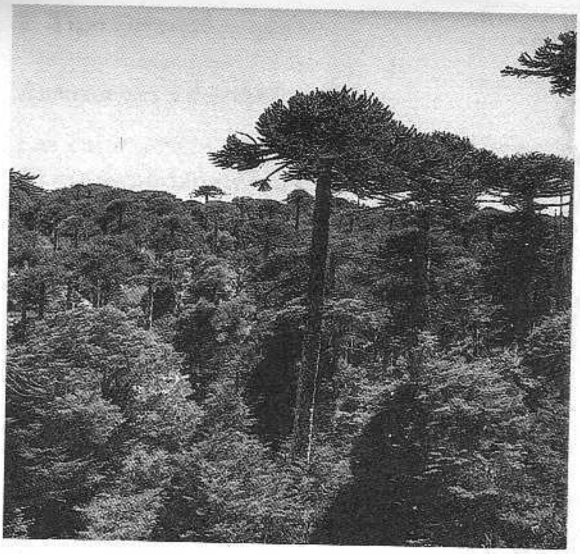


Figura 11.3. – *Vista general del bosque de* Araucaria araucana, *generalmente asociado a* Nothofagus dombeyi *en la Cordillera de Nahuelbuta (Fotografía tomada por el autor en 1983).*

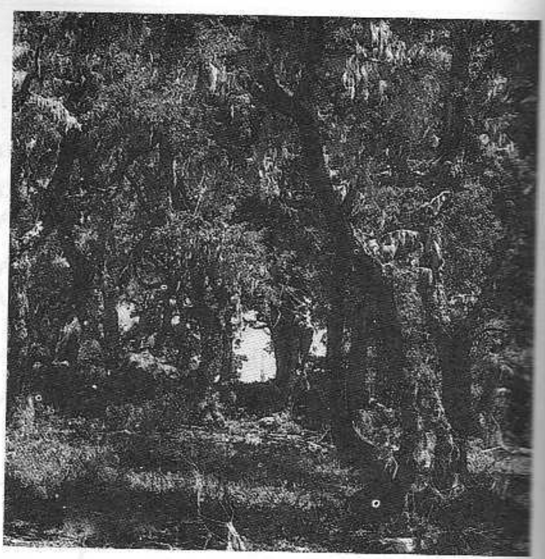


Figura 11.4. – *Bosque de "Roble de altura", que se asocia con* Araucaria araucana *en algunos puntos de la Cordillera de Nahuelbuta (Fotografía tomada por el autor en 1983).*

toda su amplitud altitudinal, con *N. dombeyi.* En los límites inferiores de su distribución altitudinal, especialmente en las laderas occidentales de la Cordillera de Nahuelbuta, se asocia con *N. alpina* (procera) y con *N. obliqua* (Donoso *et al.* 1984a). En este último caso, del mismo modo que en Lonquimay en la Cordillera de los Andes, el tipo de *N. obliqua* con que se asocia es el llamado "Roble de altura" que podría ser una raza o ecotipo que no porta el hongo *Micronegeria fagii,* que mata a la Araucaria (Figura 11.4).

En la Cordillera de la Costa también hay sectores bajos donde Araucaria se encuentra mezclada con especies propias del tipo forestal siempreverde como *Saxegothaea conspicua, Eucryphia cordifolia, Weinmannia trichosperma* y también con *Laurelia sempervirens* (Montaldo, 1974). En sectores húmedos, con material metamórfico en el sustrato, se puede encontrar a Araucaria asociada con *Drimys winteri* (Donoso *et al.,* 1984a). En ambas cordilleras se encuentra también *N. antarctica* asociada de distintas maneras con Araucaria, especialmente en los límites altitudinales de la vegetación y en o cerca de bolsones de frío (Delmastro y Donoso, 1980; Landrum y Nimlos, 1975; Gajardo, 1980; Donoso, 1981b). También es común esta asociación en Argentina, bajo similares condiciones, pero también se presenta allí en los faldeos intermedios como rodales que pueden haberse desarrollado después de incendios (Burns, 1991).

La vegetación del sotobosque de los bosques de *A. araucana* ha sido descrita por Montaldo (1974), Landrum y Nimlos (1975), Ramírez (1978), Gajardo (1980) y Veblen (1982). La vegetación de sotobosque es más abundante y densa en la Cordillera de Nahuelbuta y presenta algunas diferencias en composición con respecto a la de la Cordillera de los Andes. Por ejemplo, *Azara lanceolata* y *Pseudopanax laetevirens* aparecen en Nahuelbuta y no en los Andes. Lo contrario ocurre con *Berberis pearcei, Chillotrichium rosmarinifolium, Maytenus disticha* y algunas plantas herbáceas como *Valeriana lapathifolia,* que sólo son propias de la Cordillera de los Andes (Delmastro y Donoso, 1980). Este hecho, unido a las diferencias de suelo y clima existentes entre ambas poblaciones y la constatación de que *A. araucana* tiene una fuerte capacidad para regenerar vegetativamente desde los tocones en Nahuelbuta, y muy excepcionalmente en los Andes (Schilling y Donoso, 1976), permitieron que Delmastro y Donoso (1980) sugirieran la existencia de dos posibles razas ecológicas o ecotipos en *A. araucana* (Figura 11.5).

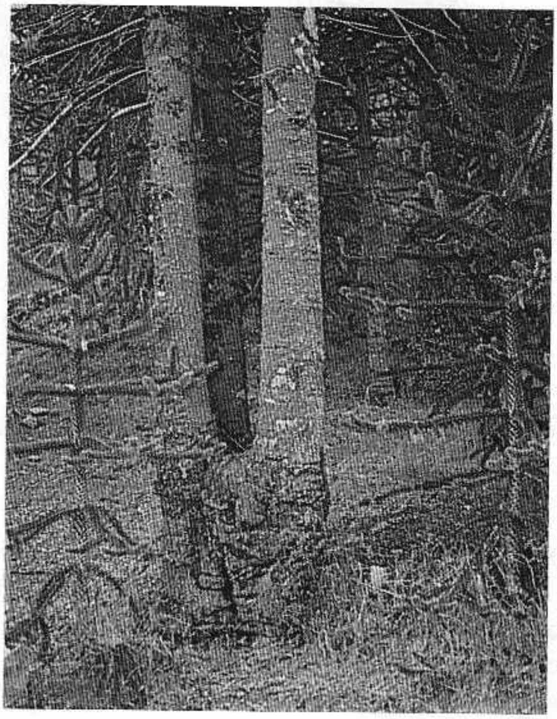


Figura 11.5. – *Reproducción vegetativa desde tocones observada en* Araucaria araucana *en la Cordillera de Nahuelbuta (Fotografía tomada por el autor en 1977).*

Los climas generales en que se desarrolla Araucaria son el templado-cálido con 4 meses secos, que tiene una fuerte influencia mediterránea más clara en las área septentrionales, el clima de hielo debido a la altitud y el clima seco de estepa. El primero prevalece en la Cordillera de Nahuelbuta y en el rango de distribución de bajas y medias altitudes en la Cordillera de los Andes. El clima de hielo por efecto de altura es aquel propio de las mayores altitudes de la Cordillera de los Andes, donde escasos ejemplares y bosquetes de Araucaria crecen tanto hacia el sector chileno como el argentino. El clima frío de estepa caracteriza a gran parte de los bosques de Araucaria de Argentina que crecen hacia los ecotonos con la estepa (Delmastro y Donoso, 1980; Burns, 1991). La gran diferencia climática entre la parte oriental y la occidental del hábitat de Araucaria en la Cordillera de los Andes sugiere la posibilidad de una tercera raza ecológica o ecotipo en esta especie (Delmastro y Donoso, 1980). Estas diferencias se manifiestan tanto en precipitación como en temperatura; mientras en el sector occidental las precipitaciones varían entre 2.000 y 4.500 mm, dependiendo de la latitud y disminuyendo con la altitud hasta hacerse más importante la nieve que la lluvia en las partes más altas (Donoso, 1981 b), hacia el este, por efectos de sombra de lluvia decrecen, alcanzando 1.600 a 1.900 mm en Lonquimay (Almeyda y Sáez, 1958; Peralta, 1980), 1.200 mm en la orilla occidental del Lago Moquehué y 600 mm en la parte oriental del lago Aluminé, en Argentina (Hueck, 1978). Las temperaturas invernales alcanzan a -5 hasta -10°C en el lado chileno, mientras que en las áreas con Araucaria hacia el este en Argentina, alcanzan a -20°C (Hueck, 1978). En el verano las máximas absolutas alcanzan hasta 30°C, lo que indica grandes oscilaciones estacionales (Peralta, 1980). En la Cordillera de Nahuelbuta es menos abundante la precipitación en forma de nieve y la lluvia alcanza a 1.500 hasta 3.000 mm anuales, mientras que las temperaturas medias fluctúan entre -1°C en invierno hasta 9°C en verano (Figura 11.6).

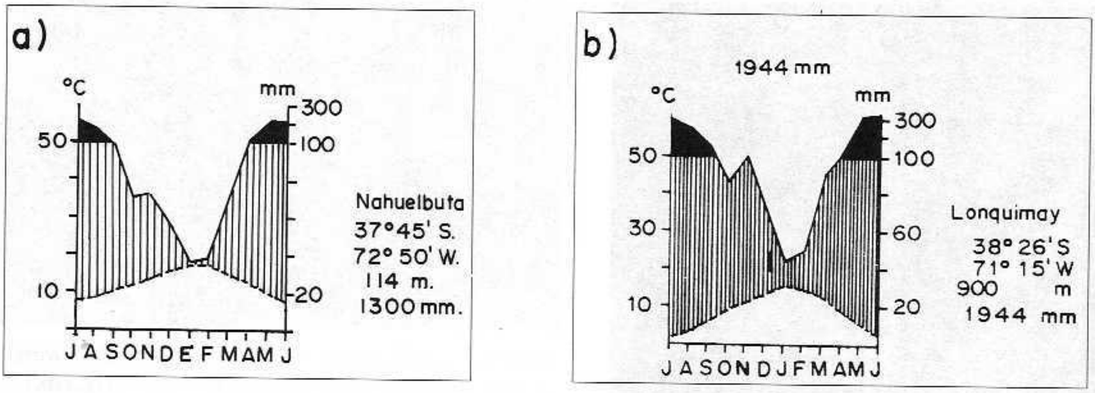


Figura 11.6. – *Diagrama ombrotérmico de hábitat de* Araucaria araucana. a) *Nahuelbuta,* b) *Lonquimay (Di Castri y Hajek, 1976).*

En términos generales, los suelos donde crece Araucaria en la Cordillera de los Andes se han desarrollado sobre rocas volcánicas andesíticas y basálticas cuaternarias. La mayor parte de este sustrato ha sido cubierta por capas de distinto espesor de cenizas volcánicas, pumicitas y escorias volcánicas, sobre las cuales crecen usualmente los bosques de Araucaria. Los efectos de glaciación sólo se hacen evidentes en los fondos de valles de montaña, que están cubiertos por depósitos aluviales de material volcánico (Peralta, 1980). Los materiales y suelos donde se desarrolla *A. araucana* en la Cordillera de Nahuelbuta son muy distintos que aquellos de los Andes. Los suelos están desarrollados in situ sobre material residual de dos tipos: en algunos sectores sobre granodiorita y en otros sobre material metamórfico del tipo micaesquistos (Donoso *et al.*, 1984a). Estos suelos son más orgánicos, con capas de humus más profundas que los de la Cordillera de los Andes, salvo en los sitios de afloramientos rocosos. Ello permite el desarrollo de una vegetación más densa y abundante y, probablemente, con mejor desarrollo radicular y un mejor crecimiento de *A. araucana.*

Antecedentes de estructura de los bosques de Araucaria de la Cordillera de los Andes se encuentran en numerosos trabajos. Entre ellos deben citarse los de Schmidt *et al.* (1977, 1979) y Puente (1980). Las Tablas 11.1 y 11.2 dan cuenta de la estructura de un bosque virgen dominado por *Araucaria araucana* y otro dominado por *Nothofagus pumilio.*

En la Cordillera de los Andes, el patrón de distribución y de asociación de *Araucaria araucana* con otras especies depende fuertemente de la exposición. En las exposiciones norte forma a menudo rodales puros en el límite altitudinal arbóreo, pero sólo dentro de unos 100 m por debajo de él se mezcla con *Nothofagus pumilio.* En Argentina, los bosques puros de *A. araucana* ocupan totalmente las exposiciones norte u oeste en valles con dirección este-oeste. Probablemente estos sitios son muy secos para otras especies entre los 1.300 y los 1.600 m en el sector oriental de los Andes (Burns, 1991). En las sur en cambio, más frías y más húmedas que las norte, se encuentran rodales puros de *N. pumilio* 100 a 200 m por arriba de los rodales más altos de Araucaria en la exposición norte. En todas las otras

Tabla 11.1. – Tabla de rodal y existencias de bosque de *Araucaria araucana-Nothofagus pumilio* a 1.750 msnm en Chilpaco, Cordillera de los Andes.

	Araucaria araucana				*Nothofagus pumilio*			
Dap	N/ha	AB/ha (m^2)	Altura (m)	Vol br/ha (m^3)	N/ha	AB/ha (m^2)	Altura (m)	Vol br/ha (m^3)
10	288	2,26	4,8	8,06	118	0,93	4,3	—
20	180	5,65	8,0	17,82	33	1,04	8,1	—
30	115	8,12	9,6	24,15	32	2,26	13,0	15,69
40	60	7,53	11,9	27,48	27	3,39	18,0	30,69
50	40	7,85	13,4	34,52	8	1,57	16,8	14,00
60	33	9,32	16,4	48,95	5	1,41	18,3	13,08
70	27	10,38	17,0	59,32	4	1,54	15,5	13,68
80	20	10,04	10,0	65,96	6	3,01	17,0	27,18
90	12	7,63	19,9	55,28	1	0,64	17,1	5,49
100	14	10,99	21,3	80,46	1	0,79	16,0	6,79
110	13	12,34	21,9	95,06	—	—	—	—
120	13	14,69	20,8	116,34	—	—	—	—
130	7	9,28	19,0	69,34	—	—	—	—
140	1	1,53	22,5	9,94	—	—	—	—
150	1	1,77	21,8	11,55	—	—	—	—
Total	824	119,38	—	736,23	235	16,58	—	126,30

Fuente: Schmidt *et al.* (1977).

Tabla 11.2. – Tabla de rodal y existencias de bosque de *Nothofagus pumilio-Araucaria araucana* a 1.700 msnm en Chilpaco, Cordillera de los Andes.

	Araucaria araucana				*Nothofagus pumilio*			
Dap	N/ha	AB/ha (m^2)	Altura (m)	Vol br/ha (m^3)	N/ha	AB/ha (m^2)	Altura (m)	Vol br/ha (m^3)
10	42	0,33	4,8	1,18	240	1,88	4,3	—
20	53	1,66	8,0	5,25	394	12,37	8,1	—
30	41	2,90	9,6	8,61	171	12,08	13,0	103,27
40	4	0,50	11,9	1,81	92	11,55	18,0	125,92
50	15	2,94	13,4	12,95	27	5,30	16,8	57,64
60	3	0,85	16,4	4,41	10	2,83	18,3	31,47
70	3	1,15	17,0	6,47	3	1,15	15,5	10,47
80	3	1,51	20,0	9,82	1	0,50	17,0	6,59
90	4	2,54	18,9	17,69	3	2,91	17,1	17,34
100	—	—	—	—	—	—	—	—
110	3	2,85	21,9	21,44	1	0,95	20,0	12,47
120	6	6,78	20,8	52,49	—	—	—	—
130	1	1,33	19,0	10,51	1	1,33	24,0	20,68
140	4	6,15	22,5	49,70	—	—	—	—
Total	182	31,49	—	202,33	943	51,58	—	385,85

Fuente: Schmidt *et al.* (1977).

exposiciones, no claramente expuestas al sur o al norte, *A. araucana* y *N. pumilio* forman rodales mixtos en los límites altitudinales del bosque (Figura 11.7) (Veblen, 1982).

En los límites altitudinales de la vegetación en la Cordillera de los Andes, se encuentran a veces ejemplares muy achaparrados y tortuosos, con características de krummholz de *A. araucana* (ver Donoso 1981 a, pág. 138). En la Cordillera de Nahuelbuta, en cambio, se encuentran rodales de superficies relativamente pequeñas de lo que hemos llamado "Araucaria enana" (Donoso *et al.*, aún sin publicar) (Figura 11.8). Estos rodales se encuentran a altitudes sobre los 1.000 m, en cumbres abiertas, expuestas hacia el N.O. sobre suelos muy poco profundos (8,5 a 21 cm) y muy pobres, especialmente en Fósforo, Potasio, Calcio y Magnesio. La peculiaridad y el valor científico de estos bosques enanos son razón suficiente para que queden incluidos en el Sistema Nacional de Áreas Silvestres Protegidas. Entre los 37°30' y los 40° S en Argentina, el límite oriental de la distribución de *A. araucana* marca el ecotono entre la estepa seca de coirones y arbustos y los bosques primero abiertos y cada vez más cerrados y húmedos hacia el oeste. En este ecotono *A. araucana* crece en una condición de bosque abierto con *Austrocedrus chilensis* y *Lomatia hirsuta* sobre afloramientos rocosos o cerca de canales de drenaje en exposiciones norte, a altitudes de 1.100 a 1.600 m y con precipitaciones de 1.000 a 1.500 mm (Burns, 1991).

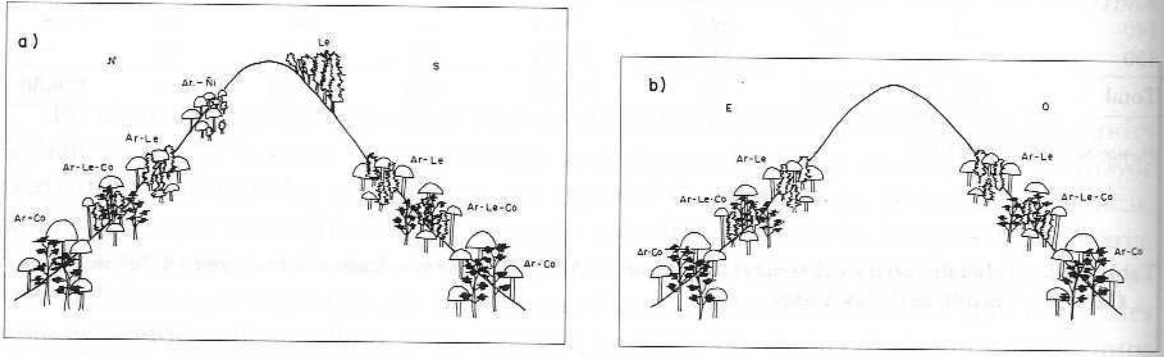


Figura 11.7. – *Altitudes en que se ubican* Araucaria araucana *y* Nothofagus pumilio *en las diferentes exposiciones en la Cordillera de los Andes (Dibujo de M. González).*

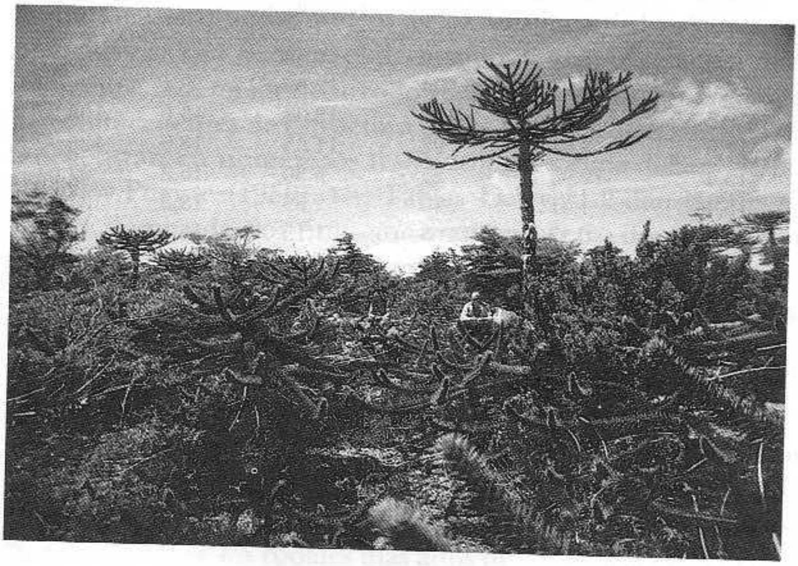


Figura 11.8. – *Rodales de* "Araucaria enana" *en la Cordillera de Nahuelbuta (Fotografía tomada por M. Cortés en 1986).*

Dinámica

Los primeros antecedentes sobre dinámica de bosques de *Araucaria araucana* derivan de Kalela (1941), Auer (1951) y Montaldo (1951), quienes señalan que debido a un proceso de desecamiento del clima que aumenta tanto desde el oeste como desde el este, está ocurriendo una sucesión retrogresiva desde comunidades clímax de *Araucaria araucana-Nothofagus pumilio,* hasta la condición de estepa, pasando por comunidades intermedias en que *N. antarctica* empieza a dominar sobre *N. pumilio.* Este esquema de sucesión retrogresiva se refiere al área oriental de la Cordillera de los Andes y parece indicar que el proceso de sucesión se está confundiendo con una zonación que se inicia en la estepa, más árida, continúa con zonas ecotonales en que árboles aislados o bosquetes de *A. araucana* o de *A. araucana-N. antarctica* forman un mosaico con manchas de estepa sin árboles, hasta llegar a condiciones más húmedas en que *N. pumilio* se puede desarrollar formando bosques de mayor extensión con *A. araucana* y en algunos sitios también con *N. antarctica.* Montaldo (1974) observó el proceso sucesional secundario que se produce en áreas de bosques de *A. araucana* explotadas y sometidas a fuego, en la Cordillera de Nahuelbuta, encontrando las siguientes etapas sucesionales:

Área explotada y quemada

(Sitios secos)	(Sitios húmedos)
Senecio sp.- Gramineae	*Stipa sp.-Festuca sp.*
Pernettya sp.-Myrtaceae	*Baccharis sp.-Embothrium coccineum*

Gevuina avellana-Lomatia dentata-Escallonia sp.

Araucaria araucana-Nothofagus dombeyi

En la Cordillera de los Andes, en el sector chileno, observó el siguiente proceso de sucesión secundaria:

Área explotada y quemada

Gramineae

Pernettya sp.-Escallonia sp.

Chusquea sp.-Berberis sp.-Escallonia sp.

Araucaria araucana-Poa obvalata o

Araucaria araucana-Nothofagus antarctica o

Araucaria araucana-Nothofagus dombeyi o

Araucaria araucana-Nothofagus pumilio

Probablemente las alternativas de comunidades clímax con Araucaria señaladas corresponden a las distintas altitudes y exposiciones en que se desarrollan estas comunidades, independientemente del proceso sucesional.

Un estudio relacionado con la regeneración de *A. araucana* fue realizado por Schmidt y colaboradores (1977), en bosques de la Cordillera de los Andes en Quilquén a 1.370 msnm. Del mismo modo que con los bosques de *N. pumilio* de Magallanes y los bosques de *N. glauca* en la región mediterránea, bosquetes con diferentes estructuras o distribuciones diamétricas de *A. araucana* fueron interpretados como diferentes fases dentro de un esquema de regeneración cíclica controlado autogénicamente.

En un área caracterizada por la alteración frecuente derivada de factores alogénicos, Schmidt (1977) no consideró estos factores, como las erupciones volcánicas, los incendios por ellas provocados, los deslizamientos de tierra y las avalanchas de nieve y barro, en su interpretación de la dinámica de estos bosques.

En un estudio posterior, Veblen (1982) realizó una investigación sobre la dinámica de los distintos bosques de *A. araucana* en la Cordillera de los Andes de Conguillío y en Nahuelbuta, considerando las alteraciones alogénicas como un factor de primera importancia. En un transecto altitudinal en Conguillío analizó los rodales puros de *A. araucana* ubicados en el límite altitudinal de los árboles a 1.500 msnm en exposición norte, luego los rodales mixtos de *A. araucana-N. pumilio* ubicados entre 1.400 y 1.460 m y, finalmente, los rodales mixtos de *A. araucana-N. dombeyi*, en los 1.330 msnm. Además, analizó los rodales de *A. araucana-N.dombeyi*, a la misma altitud en la Cordillera de Nahuelbuta.

Por encima del límite altitudinal arbóreo en Conguillío crecen sobre la escoria manchones densos formados por *Pernettya pumila* y *Berberis empetrifolia*. En ellos se encuentran brácteas de conos de *A. araucana* probablemente transportados por loros *(Enicognathus leptorhynchus y Micrositiase ferruginea minor)*. En algunos sitios cubiertos con estos arbustos y especies herbáceas crecen plántulas de *A. araucana*, que no lo hacen en campos desnudos de escoria. Ellas forman árboles en que *A. araucana* crece generalmente achaparrada o postrada como krummholz (Figura 11.9a, ver Donoso, 1981a, pág. 138). Por el lado argentino *N. antarctica* es también un arbusto común sobre la escoria alrededor de estos islotes de vegetación (Burns, 1991).

La revisión de rodales puros de *A. araucana* en el límite altitudinal arbóreo (Figura 11.9 b) muestra que se encuentran varios grandes tocones quebrados y que todos los árboles en pie están enterrados por una capa de escoria de por lo menos 0.5 m, lo que refleja que un bosque adulto original fue destruido parcialmente por un efecto alogénico (deslizamiento de escoria) dejando un bosque abierto de árboles viejos de 20 m de altura y numerosas plántulas y brinzales < 15 cm Dap que han surgido con posterioridad a la alteración (Figura 11.10 a).

Los bosques puros de *A. araucana* en Argentina parecen ser fuertemente dependientes del fuego. Varios de ellos se han establecido en áreas originalmente abiertas o después de destrucción por fuego y de invasión de poblaciones de *Nothofagus antarctica* de corta vida. En estos rodales Araucaria es suficientemente tolerante a la sombra como para establecerse y sobrevivir como individuos suprimidos por cientos de años bajo su propio dosel. Sin embargo, un desarrollo exitoso hacia los doseles superiores requiere probablemente de la formación de claros por muerte de uno o varios árboles viejos, es decir dentro de un modo de regeneración en claros pequeños (fine scale gap-phase regeneration mode sensu Veblen, 1993). Las plántulas de Araucaria tienden a crecer cerca del árbol madre; sin embargo, son aquellos que lograron establecerse más lejos del árbol, los que tienen mayor probabilidad de llegar a mayor tamaño dentro de un claro (Burns, 1991).

En los rodales de *A. araucana-N. antarctica* sometidos a incendios, los árboles de Araucaria mayores de 30 cm Dap resisten el fuego debido a su gruesa corteza, al rebrote de las yemas terminales y al rebrote desde los mismos troncos, mientras que *N. antarctica* rebrota desde

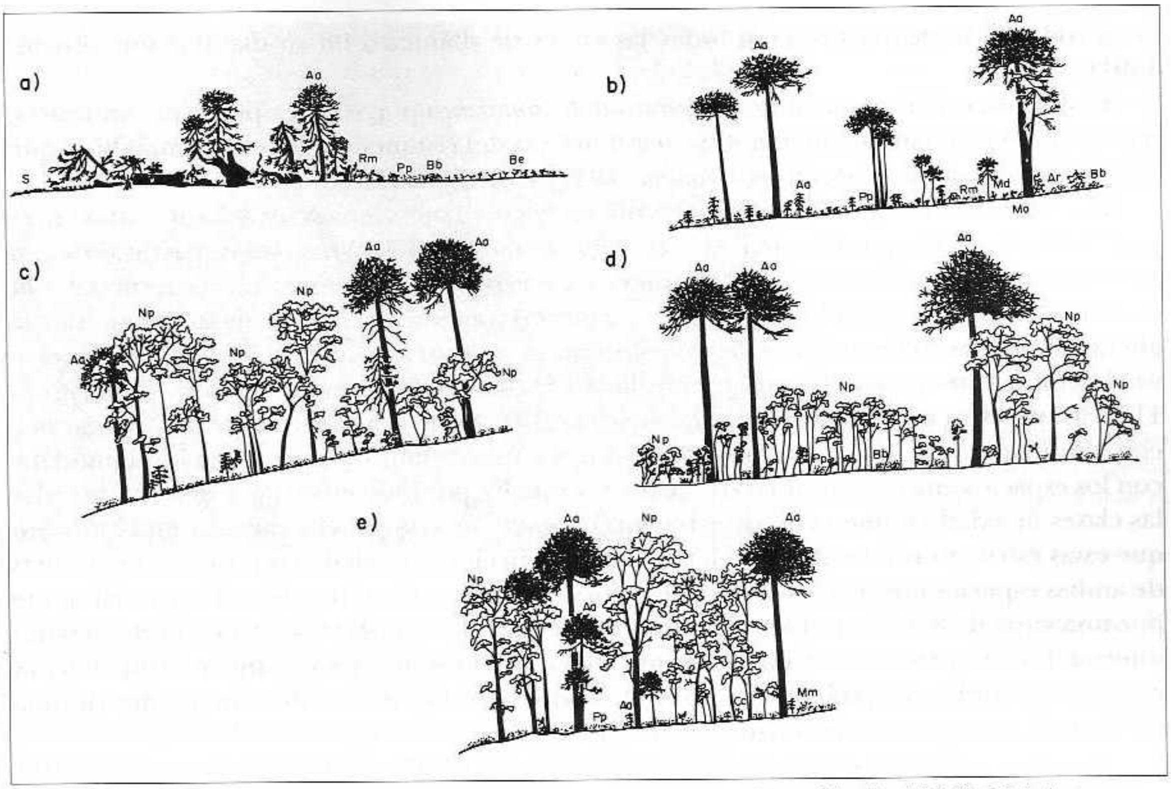


Figura 11.9. – *Perfiles verticales de* a) *Islote de* A. araucana *sobre el límite arbóreo altitudinal.* b) *Rodal de* A. araucana *puro en el límite arbóreo altitudinal.* c) *Rodal mixto de* A. araucana-N. pumilio. d) *Rodal mixto de* A. araucana-N. pumilio *con sólo regeneración de este último.* e) *Rodal mixto de* A. araucana-N. pumilio, *en una etapa sucesional avanzada (Según Veblen, 1982).*

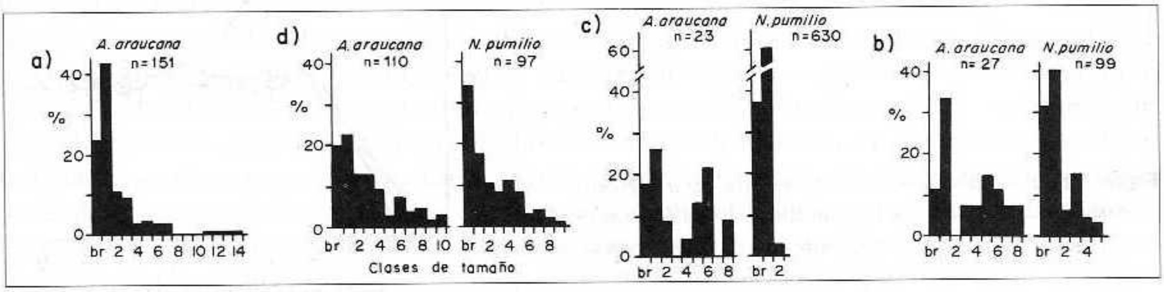


Figura 11.10. – *Estructura de clases de tamaño para* a) *Rodal de* A. araucana *puro.* b) *Rodal mixto de* A. araucana-N. pumilio *parcialmente alterado.* c) *Rodal mixto de* A. araucana-N. pumilio *con sólo regeneración de* N. pumilio. d) *Rodal mixto de* A. araucana-N. pumilio *en etapa sucesional avanzada (Modificado de Veblen, 1982).*

las raíces. Estos rodales post-fuego serán dominados por la densa regeneración de tocones de *N. antarctica*, mientras las viejas Araucarias en pie, lentamente serán capaces de establecer sus plántulas en los claros que se produzcan (Burns, 1991).

En los rodales sin evidencia de alteración por fuego reciente se observa que los sitios con alta densidad de Araucaria tienen baja densidad de *N. antarctica* y viceversa, evidenciando competencia entre ambas especies. *A. araucana* crece lentamente mientras lo hace bajo el dosel de *N. antarctica*, pero su crecimiento se acelera notablemente cuando lo sobrepasa. En estos rodales Araucaria presenta todas las clases de diámetro en su distribución (Burns, 1991).

El remplazo del matorral de *A. araucana-N. antarctica* por rodales puros de Araucaria, parece ser el resultado de una modificación inversa del régimen de incendios más bien que del cambio climático sugerido por Kalela (1941) (Burns, 1991).

La revisión en terreno de tres rodales diferentes de *A. araucana-N. pumilio* ubicados entre 1.410 y 1.460 msnm, por debajo de los rodales puros, demuestra que sus estructuras tienen origen en diferentes efectos de fenómenos catastróficos exógenos que determinan un establecimiento y desarrollo de la regeneración en función del hábitat desarrollado por la alteración, de las características de esas especies en cuanto a su habilidad para establecerse y del tiempo transcurrido. Efectivamente, la estructura del rodal de la Figura 11.9 b) y Figura 11.10 a), muestra un bosque de árboles viejos de 20 m de altura muy abierto de *A. araucana*, con abundante regeneración y plantas menores constituyendo una distribución bimodal y con los espacios entre las grandes Araucarias ocupados por individuos de *N. pumilio* de todas las clases de edad también con distribución bimodal. Se comprueba otra vez en el terreno que estas estructuras bimodales se deben a la destrucción parcial de las poblaciones adultas de ambas especies por una avalancha de escoria, bajo la cual están enterrados parcialmente por una capa de 0.5 a 1 m de escoria los grandes árboles en pie. Muchos otros de tamaño intermedio se encuentran caídos y enterrados. Estos árboles muestran una distribución regular que refleja el carácter abierto del bosque y su condición de remanentes de una población anterior más numerosa (Figura 11.11).

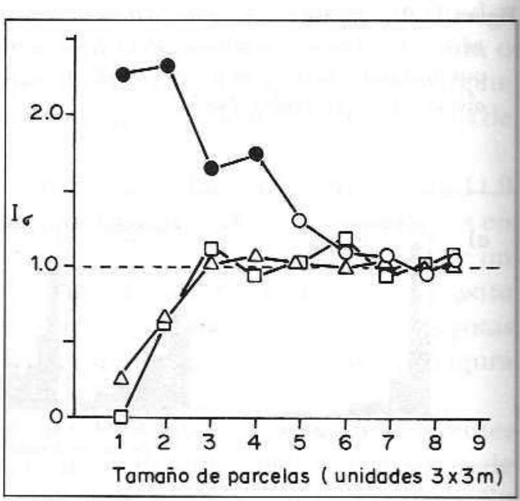


Figura 11.11. – *Valores de Índice de Morisita, Iδ, a diferentes tamaños de parcela para:* N. pumilio ≤ *10 cm Dap (o,-) y > 10 cm Dap (-,-) y de* A. araucana > *10 cm Dap (-,-) en un rodal mixto de* A. araucana-N. pumilio, *parcialmente destruido por una avalancha de escoria (Veblen, 1982).*

Estas diferentes situaciones relacionadas con alteraciones masivas de los bosques de *Araucaria araucana* en la Cordillera de los Andes, se aprecian en conjunto en la Figura 11.12.

La regeneración de ambas especies es abundante en los espacios (Figuras 11.9 c y 11.10 b), especialmente la de *N. pumilio*, que regenera densamente agrupada (Figura 11.11), por efecto de reproducción por brotes vegetativos desde los troncos parcialmente enterrados por la escoria.

El rodal mixto *A. araucana-N. pumilio* de las Figuras 11.9 d) y 11.10 c) muestra nuevamente una destrucción parcial del bosque adulto enterrado en una capa profunda de 1 m de escoria, sobre la que quedaron sólo sobrevivientes de gran tamaño de *A. araucana*, pero no lograron sobrevivir las Lengas *(N. pumilio)* que, con troncos de 25 a 30 cm de Dap quedaron

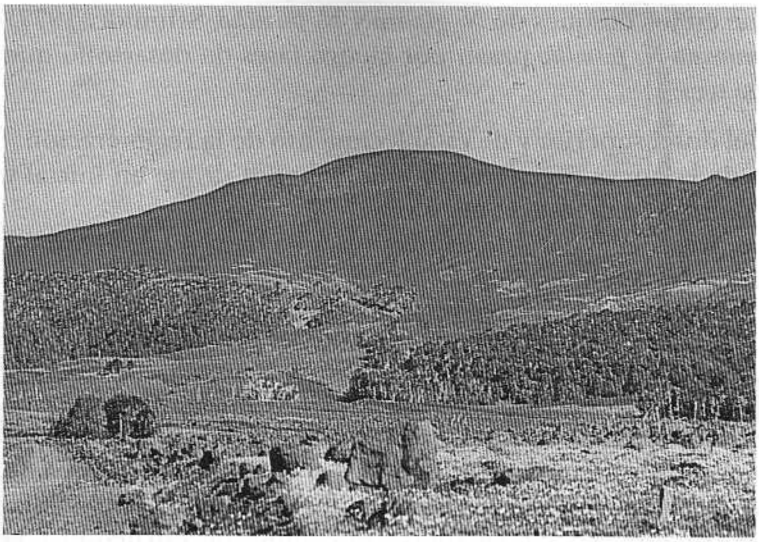


Figura 11.12. – *Bosquetes de* Araucaria araucana *sobre escoria, bosques puros abiertos y bosques mixtos con* Nothofagus pumilio *en faldeos del Volcán Llaima en Conguillío (Fotografía tomada por el autor en 1977).*

enterradas. La condición abierta y la luminosidad favorecieron a la regeneración de *N. pumilio* que es más intolerante y agresiva que *A. araucana*. El tercer rodal mixto de *A. araucana-N. pumilio* (Figuras 11.9 e) y 11.10 d)) representa un bosque menos alterado por efectos alogénicos y que, por ello, corresponde a una etapa sucesional más avanzada y próxima a una condición de equilibrio. Ambas especies constituyen poblaciones multietáneas (Figura 11.10 d), que reflejan que dichas especies experimentan mortalidad a medida que envejecen y son capaces de regenerar. Mediante un análisis de asociación entre individuos de regeneración de *N. pumilio* y de *A. araucana* bajo árboles adultos de *A. araucana* o de *N. pumilio* se descartó la posibilidad que ambas especies regeneren significativamente asociadas con sus padres de una u otra especie y se asume que la regeneración depende de los claros creados, especialmente para *N. pumilio* que es más intolerante a la sombra (Veblen, 1982). De este modo, la estrategia de regeneración por claros, que depende de la caída de árboles, se debe al efecto combinado de factores autogénicos (senescencia) y alogénicos (viento, peso de la nieve) que pueden originar un pequeño claro derivado de la caída de un solo árbol o de un grupo pequeño de árboles. Esta estrategia de *A. araucana* es también señalada para los bosques del sector argentino (Burns, 1991). Burns agrega que *A. araucana* está adaptada a sobrevivir al fuego y no es susceptible a la caída por vientos, por lo que adopta, además, una estrategia de resistencia a las alteraciones si se compara con *Nothofagus*. Además, aun cuando los *Nothofagus* son mejores colonizadores de áreas alteradas, una vez que Araucaria logra establecerse es más persistente por su mayor tolerancia y longevidad (Burns, 1991).

De lo anteriormente señalado resulta claro que la dinámica de los bosques de *Araucaria araucana-Nothofagus pumilio* depende de alteraciones masivas que permiten el desarrollo de comunidades más o menos extensas de tipo coetáneo de ambas especies, especialmente de *N. pumilio* y, por otro lado, de la estrategia de claros producidos por una combinación de autogénesis y alogénesis, la que opera en rodales maduros, en etapas avanzadas o finales de la sucesión. El análisis de Veblen (1982) deja en evidencia que la hipótesis de Schmidt (1977) sobre dinámica cíclica de los bosques de Araucaria está conceptualmente equivocada, más aún en estos bosques que en las comunidades puras de *N. glauca* o de *N. pumilio*, porque en los de Araucaria están funcionando dos especies de diferentes propiedades ecológicas (longevidad, velocidad de crecimiento, características reproductivas, tolerancia a la sombra). Del mismo modo que en los bosques de *N. glauca* y *N. pumilio*, Schmidt (1977) señala que los rodales de *A. araucana-N. pumilio* pasan por cuatro fases de desarrollo que podrían, en este caso, reducirse a tres:

— Fase de desmoronamiento del dosel superior y de establecimiento de la regeneración.
— Fase de crecimiento óptimo de la nueva regeneración que Schmidt divide en inicial y final, correspondiendo este último a una fase de madurez.
— Fase de envejecimiento que representa el período de máxima área basal seguido por un largo período de estancamiento del crecimiento. Esta última fase daría origen de nuevo a la primera fase completando un ciclo que se repetiría indefinidamente en el tiempo y tendría una duración, cada ciclo, de 1.000 años.

Si se comparan los diagramas de la Figura 11.13 con los de la Figura 11.10 b) y c) puede apreciarse que son equivalentes y que no deben interpretarse como partes o fases de un fenómeno cíclico. En un trabajo posterior no publicado, Schmidt *et al.* (1979), en el área de Chilpaco, a 1.700 msnm, reconocen la existencia de bosques de estructura multietánea homogéneos (Figura 11.14 a) en que, según sus palabras, "el cambio de estructura y la regeneración son producto de la acción individual de los árboles en desmoronamiento", es decir, se trata de un bosque sin alteraciones masivas, próximo a un "steady state", en que está operando la estrategia de claros. Parcelas de 1 hectárea representadas gráficamente para un estudio de producción de semillas, muestran este mismo tipo de estructura en bosques maduros en Lonquimay (Muñoz 1984). Por otra parte, identifican bosques con una estructura derivada de alteraciones masivas en áreas inestables, que corresponden a los descritos por Veblen (1982) y a algunas de las fases interpretadas por Schmidt (1977) (Figura 11.14b).

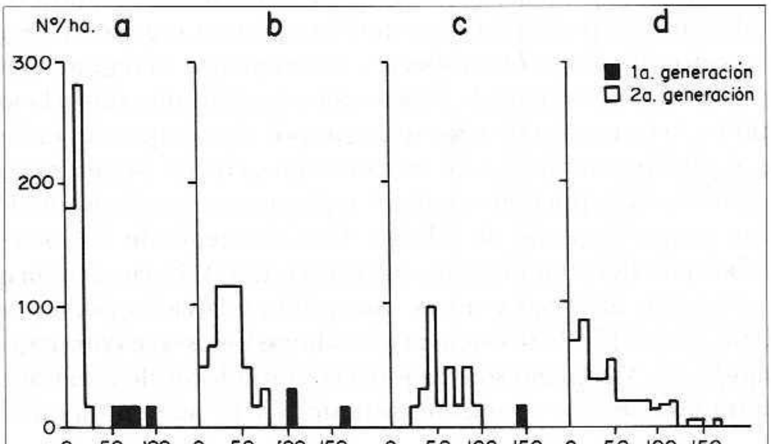


Figura 11.13. – *Distribución diamétrica de los árboles de* A. araucana *en fase de* a) *desmoronamiento del dosel superior y regeneración,* b) *crecimiento óptimo inicial,* c) *crecimiento óptimo final* y d) *envejecimiento (Según Schmidt, 1977).*

Desde luego, esto presupone sólo una sucesión autogénica, lo que claramente no es así; además, si así lo fuera, la velocidad de crecimiento y la longevidad extremadamente diferentes de *A. araucana* y *N. pumilio* permiten que haya varias generaciones de *N. pumilio* frente a una de *A. araucana*, lo que determinará variaciones o alteraciones importantes para la eventual regeneración de Araucaria (Figura 11.15).

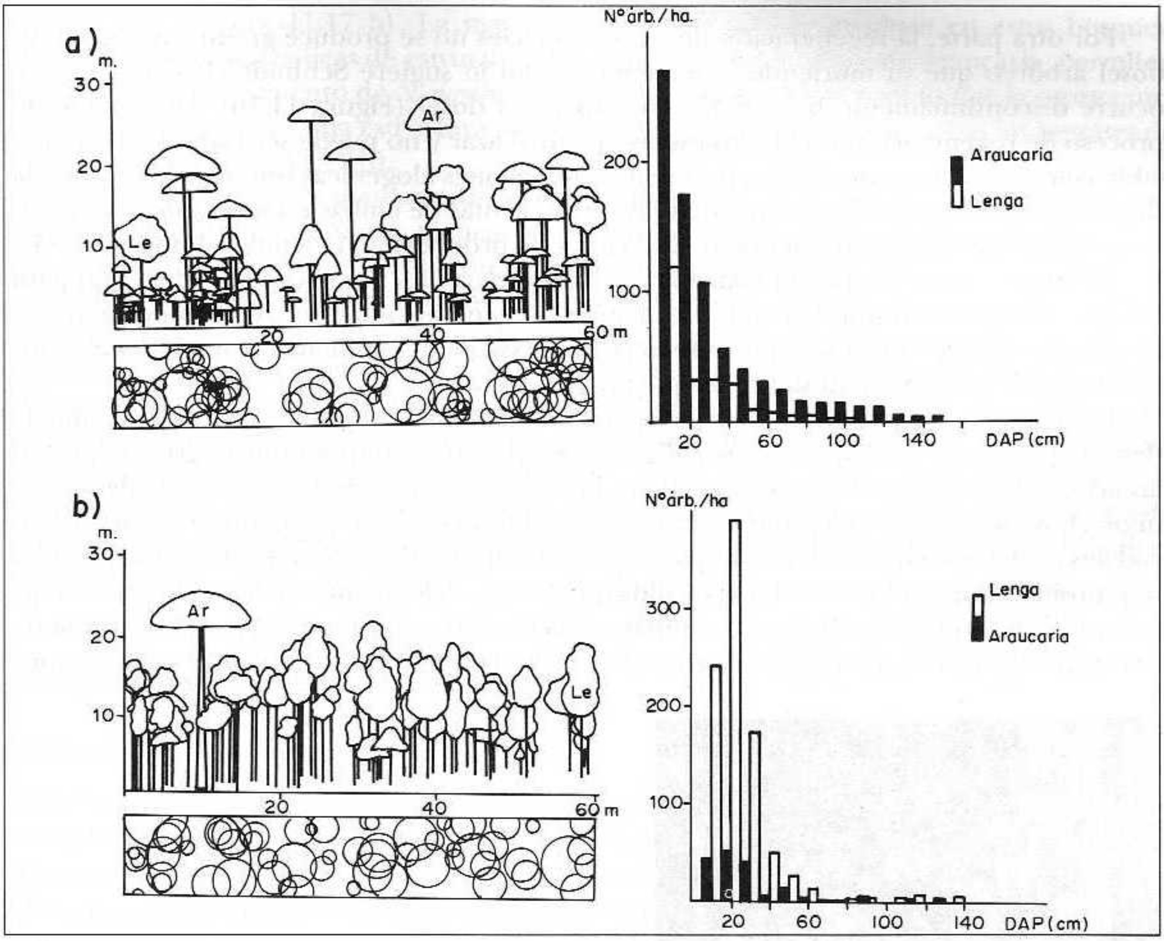


Figura 11.14. – *Distribución diamétrica y perfiles horizontal y vertical de bosques de* A. araucana *y* N. pumilio *en Chilpaco* a) *Sin alteración a 1.750 msnm y* b) *Con alteración a 1.700 msnm (Schmidt et al.,* 1979).

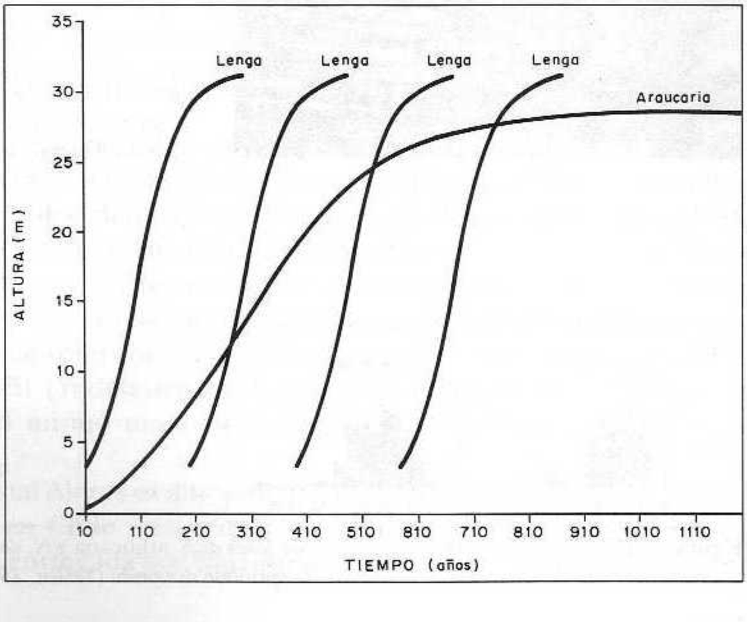


Figura 11.15. – *Simulación del desarrollo paralelo en el tiempo de* A. araucana *y* N. pumilio *(Según Cavieres, 1987).*

Por otra parte, la regeneración de ambas especies no se produce gradualmente en un dosel arbóreo que va muriendo lentamente, como lo sugiere Schmidt (1977), sino que ocurre discontinuamente bajo claros creados en el dosel (Figura 11.16). Finalmente, el proceso de regeneración está fuertemente sujeto al azar y no puede ser claramente predecible como un fenómeno cíclico, porque las alteraciones alogénicas son impredecibles y la disponibilidad de semillas que puedan producir plantas de ambas especies que accederán al sitio depende de los fenómenos de floración y de producción de semillas (Muñoz, 1984). En definitiva, y una vez más, el concepto de dinámica cíclica para bosques, y más aún para bosques mixtos, se confunde con la estrategia de regeneración por claros, estrategia que se produce a nivel de individuos que poseen ciclos de vida independientes, y no de rodales, los que no actúan como organismos, porque no lo son.

La dinámica regenerativa de los bosques de *A. araucana-N. dombeyi* es similar a aquella descrita para la asociación con *N. pumilio*. *N. dombeyi* es un colonizador más agresivo que, en las áreas alteradas por efectos catastróficos, invade violentamente formando rodales coetáneos. *A. araucana*, más tolerante, es capaz de establecerse en pequeña proporción en esos rodales coetáneos en la medida en que ellos se abren por autorraleo dejando pasar alguna luminosidad (Figura 11.17 a). En la medida que estos rodales maduran llegando a una etapa avanzada de equilibrio dinámico, ambas especies son capaces de regenerar mediante estrategia de claros, siendo *N. dombeyi* dependiente de claros mayores porque es muy

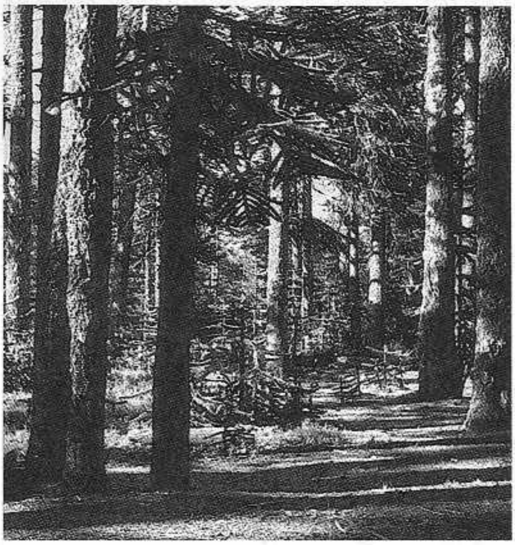


Figura 11.16. – *Regeneración de* Araucaria araucana *en forma discontinua en claros producidos en el bosque, en la Cordillera de los Andes (Fotografía tomada por F. Schlegel en 1980).*

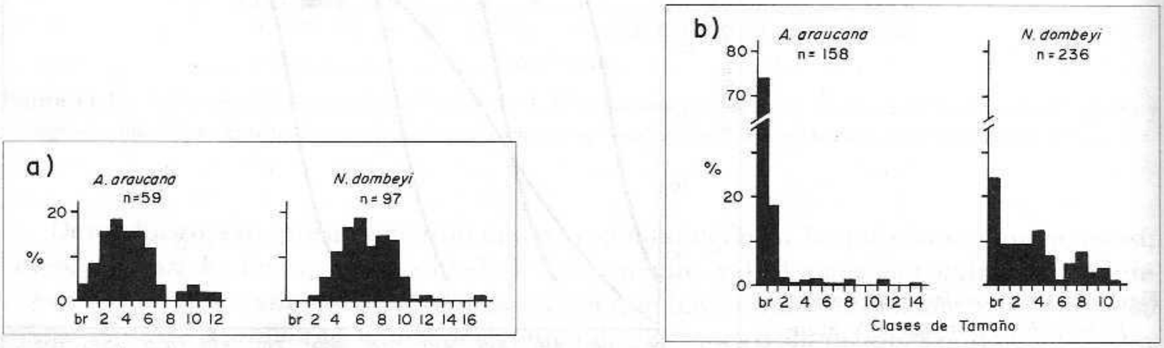


Figura 11.17. – *Distribución diamétrica de poblaciones de* A. araucana *y N. dombeyi en* a) *una etapa intermedia del proceso sucesional y* b) *y en una etapa avanzada de equilibrio dinámico (Veblen, 1982).*

intolerante (Figura 11.17 b). La mayor luminosidad que se produce en estos bosques, debido a las características de estructura de la ramificación y follaje de Araucaria, permiten un mejor establecimiento de *N. dombeyi* que en otros tipos de bosques, lo que le otorga una buena regeneración y una estructura multietánea, como la que se observa en los bosques de Nahuelbuta (Figura 11.17 b).

En los rodales de *A. araucana-Austrocedrus chilensis* que se desarrollan en el ecotono con la estepa en Argentina, tanto Araucaria como *Austrocedrus* tienen adecuada regeneración para mantener o expandir lentamente sus poblaciones. Todos estos rodales se han originado en lugares de bosques destruidos por el fuego, durante los últimos 100 años. En todos ellos hay presencia de plántulas de *Araucaria*, a pesar de que ocurre pastoreo de ganado. En todo caso, es claro que la regeneración de *Araucaria* disminuye hacia el este, y ello está relacionado con las condiciones de mayor sequedad a que quedan expuestas las semillas y las plántulas (Burns, 1991). *A. chilensis* por su parte, tiene un claro comportamiento de colonizador post-incendios (Veblen y Lorenz, 1987, 1988; Burns, 1991). En estos rodales, *A. araucana* sigue un patrón de regeneración más o menos continuo, más que de estrategia de claros. Ello lo logra sobre la base de establecimiento de plántulas y rebrotes desde las raíces (Burns, 1991).

3. **Tipo forestal Alerce**

Antecedentes y descripción

Fitzroya cupressoides es, junto a *Araucaria araucana*, la especie más espectacular de los bosques templados de Sudamérica. Por esa razón y por haber sido ambas intensamente explotadas a lo largo de la historia, se han protegido y declarado monumentos naturales de Chile. Además, a partir de 1976 están ubicados en la lista internacional de especies de fauna y flora amenazadas y como especies vulnerables en Chile (Benoit, 1990; Donoso *et al.*, 1990a). Posiblemente entre las principales razones que señalan como espectacular a esta especie están el gran tamaño que pueden alcanzar algunos individuos y la edad que pueden llegar a tener en perfectas condiciones de vigor y apariencia. Se conocen tocones de árboles de alrededor de 4 m de Dap en áreas que estuvieron cubiertas de bosque hasta el siglo pasado (XIX) en el Llano Central. El último registro de edad, obtenido mediante Carbono 14 corresponde al tocón de un árbol de 3.621 años (Lara y Cortés, 1991; Lara, 1993), encontrado en la Cordillera de los Andes.

Al igual que en *Araucaria*, las características de estos bosques de *Fitzroya* han permitido que se identifiquen con claridad en casi todas las clasificaciones. Pisano (1954) y Fuenzalida (1965) los distinguen como "Alerzales" dentro de la Zona Hidromórfica. Oberdorfer (1960) los identifica como *Fitzroyetum* Oberd., y Hueck (1978) los ubica dentro de la que llama región del bosque pluvial valdiviano, en forma similar a Schmithüsen (1953). Veblen y Schlegel (1982) se refieren a los bosques de *Fitzroya cupressoides* como parte de los bosques de coníferas principalmente siempreverdes. La clasificación preliminar del bosque nativo realizada por el Instituto Forestal (Yudelevich *et al.*, 1965) los identifica por primera vez como tipo forestal Alerce y del mismo modo se nomina en la tipología forestal actual (Donoso, 1981b).

La distribución del tipo forestal Alerce es discontinua entre los 39°50' y los 43°30' lat. sur y se encuentra principalmente en Chile y en menor proporción en Argentina (Veblen y Schlegel, 1982). La información entregada por Garrido *et al.* (1983) señala los 40°00' lat. sur como límite norte, con una superficie total de bosques de Alerce en Chile de 303.799 hectáreas. Es probable que estos límites no consideren pequeños bosquetes marginales que se encuentran en los límites sur y norte de la distribución de la especie (Figura 11.18). Estos

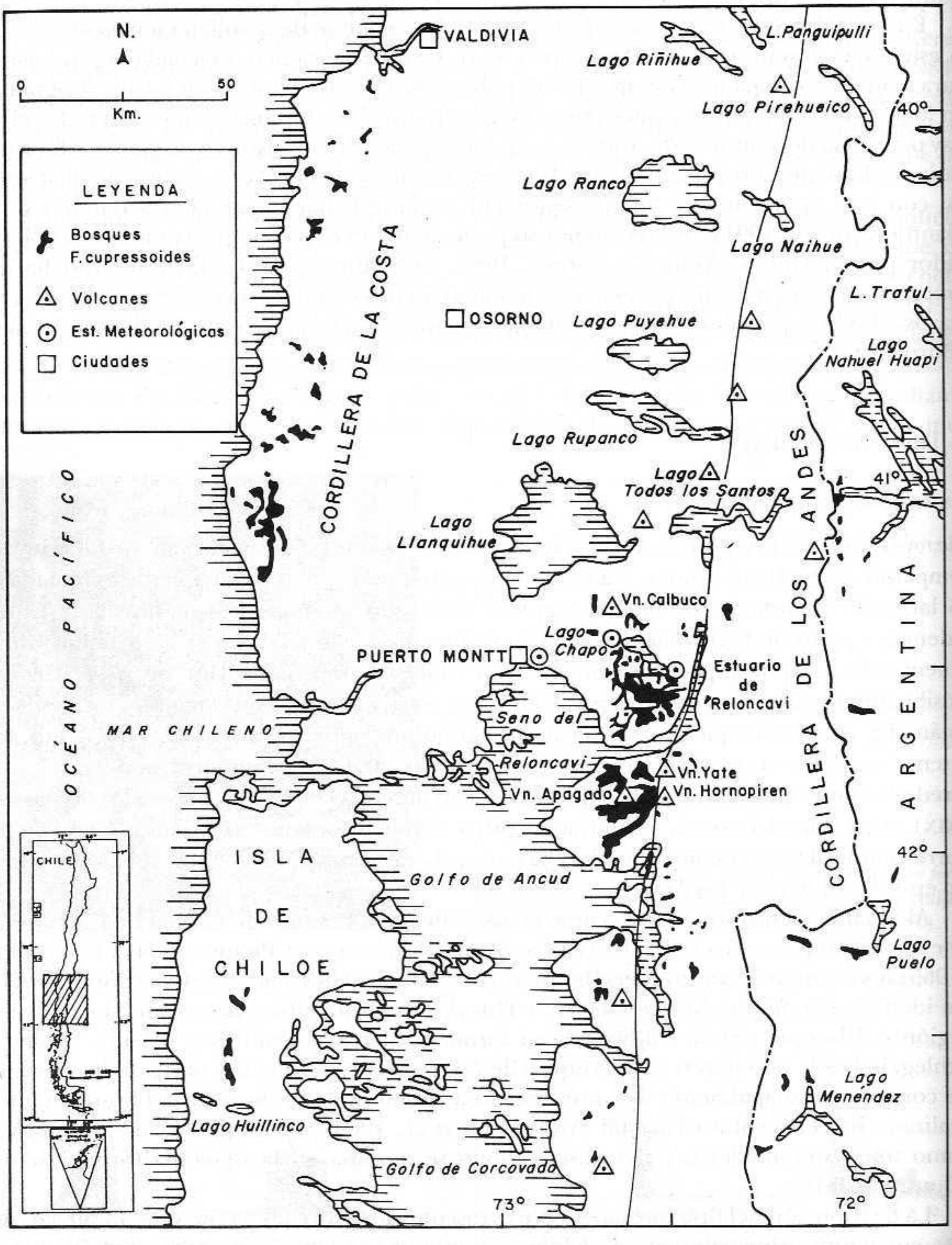

N.
0
50
Km.
LEYENDA
Bosques F. cupressoides
Volcanes
Est. Meteorológicas
Ciudades
VALDIVIA
Lago Riñihue
L. Panguipulli
Lago Pirehueico
40°
Lago Ranco
Lago Naihue
L. Traful
OSORNO
Lago Puyehue
Lago Nahuel Huapi
CORDILLERA DE LA COSTA
Lago Rupanco
Lago Todos los Santos
41°
Lago Llanquihue
OCÉANO PACÍFICO
Vn. Calbuco
Lago Chapo
PUERTO MONTT
Estuario de Reloncavi
CORDILLERA DE LOS ANDES
ARGENTINA
MAR CHILENO
Seno del Reloncavi
Vn. Yate
Vn. Apagado
Vn. Hornopiren
CHILE
ISLA DE CHILOE
42°
Golfo de Ancud
Lago Puelo
Lago Menendez
Lago Huillinco
Golfo de Corcovado
73°
72°

Figura 11.18. – *Mapa de distribución de los bosques de* Fitzroya cupressoides *en Chile y Argentina (Donoso et al., 1986; Lara 1990; Garrido et al., 1983).*

autores, así como Fuenzalida (1965) y Pisano (1954) distinguen dos tipos generales de hábitat para la especie: uno de pantano o terrenos bajos de drenaje limitado y otro de altitudes que varían entre los 700 y los 1.000 m o cercanías del límite altitudinal arbóreo. Sin embargo, es más preciso distinguir entre bosques andinos desarrollados en altitudes medias y altas sobre sustrato volcánico, bosques costeros en altitudes medias y altas sobre sustrato metamórfico y bosques en terrenos bajos, planos, de mal drenaje.

La ubicación de los bosques de Alerce en estos tres tipos de hábitat coincide aproximadamente con la división de su distribución en tres regiones fisiográficas (Parker y Donoso, 1993): la Cordillera de la Costa, en altitudes que rara vez exceden de los 1.000 msnm, la Depresión Central con máximas altitudes menores de 200 m, y la Cordillera de los Andes, con bosques que sobrepasan los 1.000 msnm, llegando hasta los límites altitudinales de la vegetación arbórea. El tipo de hábitat caracterizado por condiciones de extrema humedad y mal drenaje se encuentra de preferencia en la Depresión Central, pero es común en valles de glaciación y en áreas de suelos superficiales y turberas en ambas cordilleras (Donoso *et al.*, 1990a).

En la Cordillera de la Costa los bosques de Alerce se ubican entre los 40°00' al suroeste de la ciudad de Valdivia y los 42°30' lat. sur en la Isla de Chiloé. Los bosques de esta cordillera han sido fuertemente alterados durante siglos por efectos de explotación y fuego (Elizalde, 1970; Veblen *et al.*, 1976; Donoso, 1981 b; Veblen y Ashton, 1982; Donoso, 1983). En general se encuentran en los sitios de mayor altitud de la Cordillera, en pendientes suaves (Figura 11.19 y Figura 11.20). En las partes más altas las especies asociadas tienen cada vez más dificultad para desarrollarse, lo que hace que *F. cupressoides* tenga ventajas y constituya bosques más puros (Donoso *et al.*, 1990b). Las especies arbóreas asociadas más frecuentes son *Drimys winteri, Nothofagus nitida, Weinmannia trichosperma, Saxegothaea conspicua* y *Podocarpus nubigena.* En los sectores de más humedad y mal drenaje se asocia especialmente con *Pilgerodendron uviferum, N. antarctica* y *Tepualia stipularis* que, en los casos extremos, desplazarán a *Fitzroya.* En las cumbres más altas, como en la Cordillera Pelada de Valdivia, *N. nitida* es sustituido por *N. betuloides* y por híbridos entre ambas especies en las zonas ecotonales (Donoso y Atienza, 1984). En estas cumbres, de suelos muy delgados, las especies crecen con muy pequeños tamaños y con frecuencia en forma de bonsay (Veblen y Ashton, 1982).

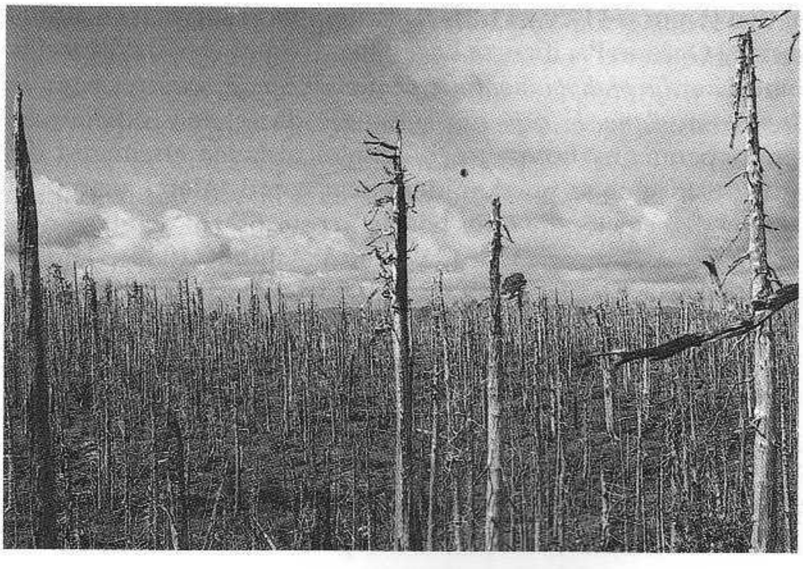


Figura 11.19. – *Bosques de* Fitzroya cupressoides *quemados en la Cordillera Pelada de la Cordillera de la Costa de Valdivia, donde con frecuencia se encuentra abundante regeneración (Fotografía tomada por el autor en 1979).*

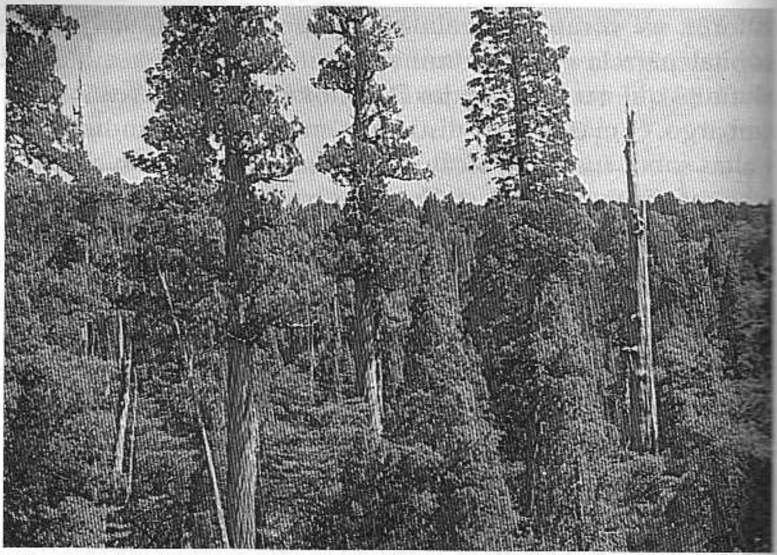


Figura 11.20. – *Bosque de* Fitzroya cupressoides *costero con abundantes individuos jóvenes producto de la regeneración después de destrucción e incendios, que se manifiestan con la presencia de grandes árboles muertos en pie y algunos, escasos, aún vivos (Fotografía tomada por el autor en 1979).*

Donoso *et al.* (sin publicar) han descrito bosquetes enanos de *Fitzroya* en sectores entre 850 y 1.050 msnm muy expuestos hacia el Pacífico y con suelos muy superficiales (6 a 16 cm) y podzolizados, con niveles de Fósforos, Potasio y Magnesio bajos a muy bajos (Figura 1.4). En estas cumbres se asocian, también como individuos achaparrados *N. betuloides*, *P. uviferum*, *N. antarctica*, *D. winteri* y *Embothrium coccineum*. A medida que se desciende en altitud la profundidad de los suelos aumenta, mejora el drenaje por efectos de mayor pendiente y se moderan las condiciones climáticas. Ello determina que las especies asociadas se desarrollen más agresivamente y compitan mejor con *Fitzroya*, lo que origina bosques más mixtos, en el sentido de mayor participación y mayor tamaño relativo de las especies asociadas (Figura 11.21). Estos bosques, debido a siglos de explotación y fuego (Cortés, 1990), son muy jóvenes en términos de la longevidad de la especie, encontrándose renovales de 30 a 50 años de edad (Donoso *et al.* sin publicar) y bosques mayores de 250 a 300 años (Tupper, 1983) (Tabla 11.3). Todos estos bosques reflejan los tamaños mucho mayores que tuvieron en el pasado a través de los árboles muertos en pie, de color blanco que emergen 5 a 15 m por encima del dosel principal del bosque vivo (Figuras 11.20 y 11.21). Descendiendo aún más en altitud hacia las laderas que miran hacia el Océano Pacífico, se hacen más frecuentes otras especies, especialmente latifoliadas, como *Laurelia philippiana, Eucryphia cordifolia, Amomyrtus luma, A. meli, Aextoxicon punctatum, Gevuina avellana. F. cupressoides* tiene cada vez más dificultades para establecerse, constituyendo pequeños bosquetes o árboles aislados en medio del llamado tipo forestal siempreverde, los que se pueden identificar como "Alerce marginal" (Donoso *et al.*, 1990 a). Una buena descripción de estos bosques costeros y su vegetación de sotobosque se encuentra en Ramírez y Riveros (1975), Veblen y Ashton (1982), Tupper (1983), Donoso *et al.* (1987, 1990 a), Parker y Donoso (1993) y Cortés (1990). Una descripción de los bosques de *F. cupressoides* que quedan en la Cordillera de San Pedro, en Chiloé, se encuentra en Oltremari *et al.* (1983). Particularmente empobrecidos y alterados por explotación, hoy ilegal, y fuegos, son los restos de bosque de *Fitzroya* de la Cordillera costera de Osorno.

Los bosques de *F. cupressoides* de la Cordillera de los Andes se encuentran entre los 40°30' y los 42°37' lat. sur (Veblen *et al.*, 1976, Yudelevich *et al.*, 1965). En esta cordillera se encuentra formando masas importantes, más o menos continuas, en el área ubicada a la

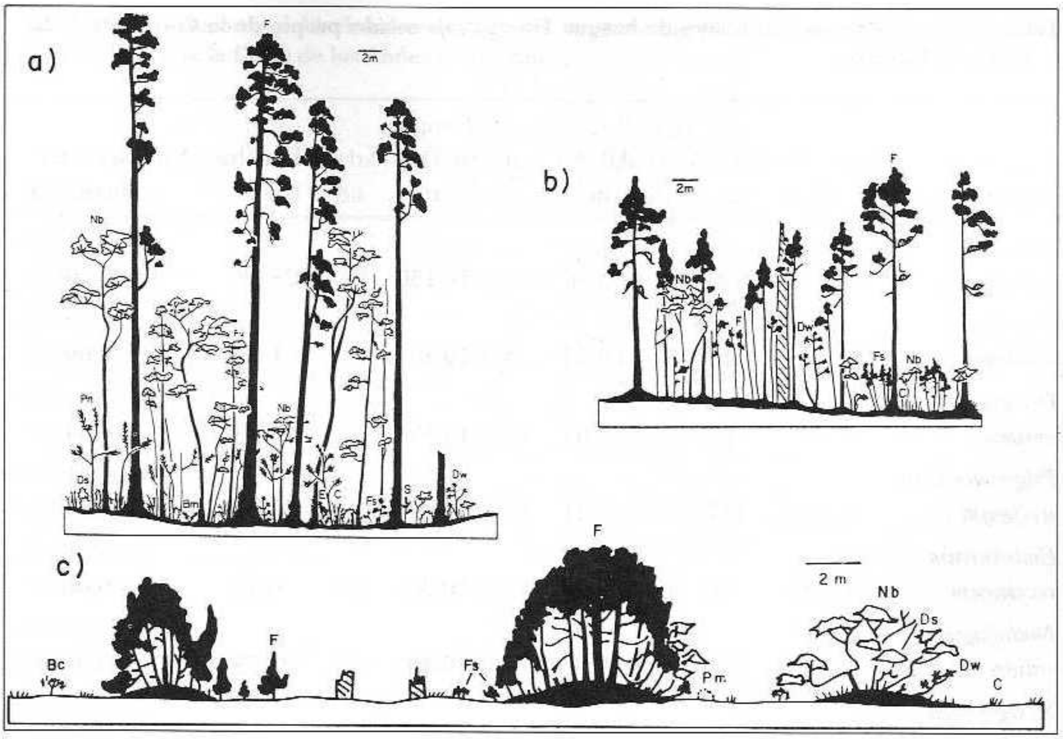


Figura 11.21. – *Perfiles verticales de bosques de mayor a menor altitud en la Cordillera de la Costa de Valdivia.* a) *Altitud: 800 msnm Alt. promedio dominantes: 38 m,* b) *Altitud: 930 msnm Alt. promedio dominantes: 19 m,* c) *Altitud: 970 msnm Alt. promedio dominantes: 4-5 m. Bm=* Blechnum magellanicum, *C=* Chusquea nigricans, *Ds=* Desphonteinea spinosa, *Dw=* Drimys winteri, *E=* Embothrium coccineum, *F=* Fitzroya cupressoides, *L=* Lepidozia spp., *Mc=* Myrceugenia chysocarpa, *Nb=* Nothofagus betuloides, *Pu=* Pilgerodendron uviferum, *Pn=* Podocarpus nubigena, *S=* Saxegothaea conspicua *(Donoso et al., 1987).*

latitud de los 42°, entre el Estuario de Reloncaví y el Volcán Hornopiren (Donoso *et al.*, 1987, 1990 a). Al sur y al norte de esa área se encuentra formando bosques y bosquetes discontinuos bajo diferentes condiciones. Bosques de *Fitzroya cupressoides* de grandes tamaños, con volúmenes que pueden sobrepasar los 3.000 m^3 por hectárea, se encuentran en los valles andinos que fueron ocupados previamente por glaciares (Tabla 11.4) (Figura 11.22). En esos valles crecen en un sustrato muy húmedo y constituido por restos de vegetación, detritos y troncos caídos de Alerce sin descomponerse durante siglos (Hueck, 1978; Donoso *et al.*, 1987, 1990 a). Quizás las formaciones de *Fitzroya* ubicadas en los valles de Patamay y Valle Hermoso de esta área constituyan una de las áreas boscosas más imponentes y antiguas del mundo, razón por la cual se ha propuesto en un trabajo que sean declaradas Reserva Mundial de la Biosfera (Donoso *et al.*, 1990 b) (Figuras 11.22 y 11.23). En estos valles los grandes árboles de *F. cupressoides* crecen asociados principalmente con *N. nitida* y *Podocarpus nubigena* y con muchas especies de sotobosque (Donoso *et al.*, 1990 a). En estos sectores planos con extrema humedad se asocia también *P. uviferum, T. stipularis* y un sustrato cubierto por *Sphagnum spp.* (Hueck, 1978; Donoso *et al.*, 1990 a). En las laderas de las montañas y volcanes que conforman estos valles se encuentran bosques en que el sustrato es menos orgánico, formado por material volcánico, y los árboles de *Fitzroya* van disminuyendo gradualmente de tamaño, hasta transformarse en individuos achaparrados en las mayores altitudes, especialmente cuando crecen sobre la escoria volcánica. Al mismo tiempo, *N. nitida* va siendo sustituido por *N. betuloides* (Donoso *et al.*, 1990a). Lara (1991) realizó una

Tabla 11.3. – Valores poblacionales de bosque *Fitzroya cupressoides* propio de la Cordillera de la Costa de Valdivia.

Especie	Arb/ ha	AB/ha (m^2)	Rango de Dap (cm)	Vol br/ha (m^3)	Vol aserr/ha p. mad.
Fitzroya cupressoides	608	59,30	10-150	328,38	1.609,36
Gevuina avellana	18	0,33	10-40	1,30	0,00
Drimys winteri	65	2,64	10-50	13,70	10,84
Pilgerodendron uviferum	117	6,41	10-80	31,01	128,97
Embothrium coccineum	6	0,09	10-20	0,39	0,00
Nothofagus nitida	133	9,33	10-80	53,73	55,94
Saxegothaea conspicua	81	1,18	10-80	4,97	0,00
Podocarpus nubigena	40	1,02	10-40	4,20	2,06
Weinmannia trichosperma	102	3,51	10-70	17,54	9,42
Otras especies	88	1,59	10-40	5,92	0,00
Total	1.258	85,41	10-150	461,17	1.816,58

Fuente: Donoso *et al.* (1987).

completa descripción de estos bosques de *F. cupressoides* de Contao, describiendo las estructuras de los bosques sobre la base de distribución de edades.

De acuerdo con Heusser (1966) y Hueck (1978), en el lado argentino de los Andes, junto al Lago Menéndez, *F. cupressoides* crecería asociado con *N. dombeyi,* entre otras especies.

Del mismo modo que en la Cordillera de la Costa, al descender hacia el Estuario de Reloncaví y hacia los canales del Océano Pacífico, las condiciones de sitio mejoran y *F. cupressoides* se hace menos competitivo frente a la mayor agresividad de las otras especies, constituyendo los bosquetes y árboles aislados que forman el subtipo Alerce marginal en medio de los bosques del tipo forestal siempreverde (Hueck, 1978; Donoso *et al.* 1990 a; Parker y Donoso, 1993). Hacia los límites norte y sur, como se señaló poco más atrás, los bosques de *Fitzroya* constituyen más bien bosquetes de variados tamaños ubicados en los faldeos cordilleranos en medio de los bosques del tipo siempreverde, o en el fondo de valles y en las cumbres, sobre rocas.

En el sector de bosques del Parque Nacional Alerce Andino, al norte del Estuario de Reloncaví, se presenta un mosaico de bosques de *Fitzroya*, con bosques siempreverdes, de

Tabla 11.4. – Valores poblacionales de bosques vírgenes de *Fitzroya cupressoides* propios de la Cordillera de la Costa de los Andes de Contao

Especie	Arb/ ha	AB/ha (m^2)	Rango de Dap (cm)	Vol br/ha (m^3)	Vol aserr/ha p. mad.
Fitzroya cupressoides	99	140,97	10-150	1.288,20	7.782,10
Drimys winteri	3	0,46	10-40	2,68	18,18
Pilgerodendron uviferum	3	0,14	20-30	0,77	0,00
Nothofagus nitida	120	21,09	10-120	144,21	470,08
Nothofagus betuloides	47	4,89	10-90	29,58	48,15
Amomyrtus luma	39	1,33	10-30	5,86	19,35
Saxegothaea conspicua	23	1,08	10-50	5,64	4,78
Podocarpus nubigena	153	7,77	10-80	39,47	47,59
Laurelia philippiana	36	2,52	10-80	12,91	22,89
Weinmannia trichosperma	7	1,11	10-90	7,65	24,27
Otras especies	30	0,80	10-30	3,55	5,20
Total	560	182,15	10-150	1.540,70	8.451,56

Fuente: Donoso *et al.* (1987).

Nothofagus pumilio y *N. betuloides*. Lara (1991) describe aquí rodales de *F. cupressoides-N. betuloides*, con densidades entre 650 y 4.400 árboles por hectárea y entre 21 y 232 m² de área basal por hectárea. Los rodales de *F. cupressoides-N. nitida* poseen densidades entre 1.227 y 4.134 árboles por hectárea y áreas basales entre 59 y 152 m² por hectárea. Lara (1991) también describe rodales de 120 a 270 m² de área basal y 600 a 780 árboles por hectárea, en que *Fitzroya* está francamente asociado a especies del tipo forestal siempreverde como *Gevuina avellana, Podocarpus nubigena, Saxegothaea conspicua, Laurelia philippiana, Amomyrtus luma, Caldcluvia paniculata* y *Weinmannia trichosperma*. Estas tres interacciones representan un gradiente altitudinal, similar al que se encuentra en Contao.

El área más extensa de bosques de *F. cupressoides* cubrió en el pasado parte del Llano Central de Chile entre el Lago Llanquihue por el norte y Puerto Montt por el sur, y entre el Volcán Calbuco por el este y la desembocadura del Río Maullín en el Pacífico por el oeste,

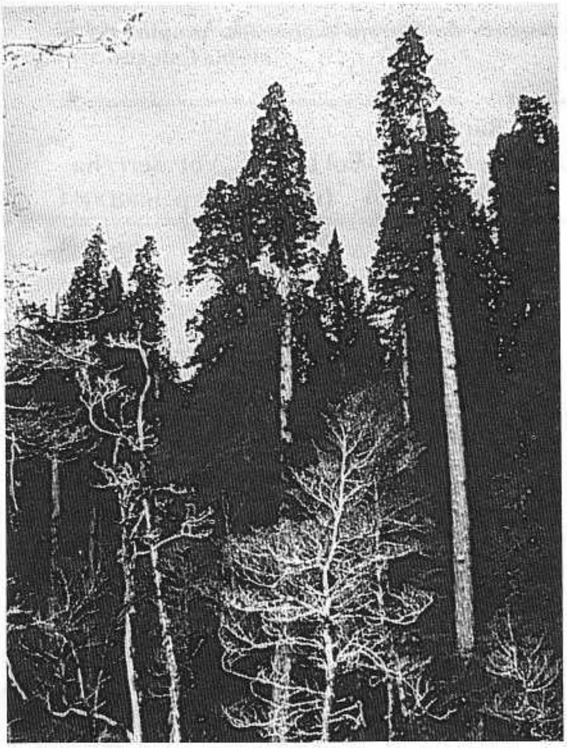
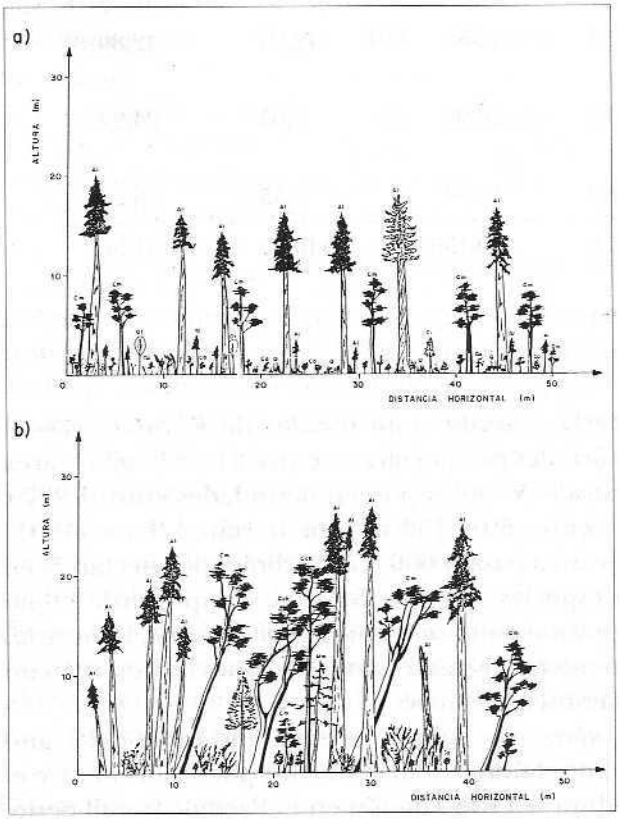
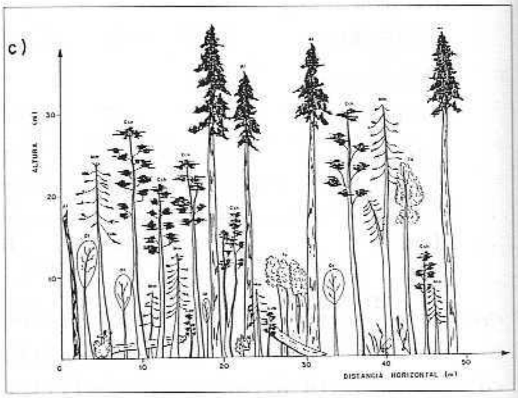


Figura 11.22. – *Bosques de* Fitzroya cupressoides-Nothofagus nitida *de Patamai de grandes volúmenes propios de los valles de glaciares en la Cordillera de los Andes (Fotografía tomada por el autor en 1986).*



a)
ALTURA (m)
30
20
10
0
10
20
30
40
50
DISTANCIA HORIZONTAL (m)
b)
ALTURA (m)
30
20
10
0
10
20
30
40
50
DISTANCIA HORIZONTAL (m)



c)
ALTURA (m)
30
20
10
0
10
20
30
40
50
DISTANCIA HORIZONTAL (m)

Figura 11.23. – *Perfiles verticales de bosques andinos de* F. cupressoides *en un transecto altitudinal en la región de Contao (42º latitud sur).* a) *Sectores altos,* b) *Sectores intermedios y* c) *Sectores bajos (Donoso et al., 1987).*

lo que representaba aproximadamente una superficie de 25 x 100 km. (≈ 250.000 hectáreas) (Domeyko, 1850; Reiche, 1907; Urban, 1934; Kalela, 1941; Veblen *et al.*, 1976; Hueck, 1978; Veblen y Schlegel, 1982). Estos bosques fueron eliminados a raíz de la colonización alemana de mediados del siglo XIX y hoy sólo quedan de ellos vestigios insignificantes y campos cubiertos con tocones de los que hasta hoy se sigue extrayendo leña (Donoso, 1983). Un pequeño rodal remanente de Alerce fue encontrado recientemente en el Llano Central con árboles entre 36 y 66 cm de Dap (Lara y Cortés, 1991).

Las diferencias existentes entre los bosques de *F. cupressoides* en las áreas fisiográficas en que se encuentran, están determinadas principalmente por las características del medio físico. Los antecedentes de clima con que se cuenta permiten verificar que las precipitaciones anuales son del orden de 4.700 mm en la Cordillera de los Andes y de 4.000 a 5.000 mm en la de la Costa. Estas diferencias son irrelevantes, dada la magnitud del monto total, pero el hecho relevante es que, mientras el agua caída en otoño, invierno y primavera es más o menos igual en ambas cordilleras, la caída en verano en la Cordillera de los Andes, poco menos que duplica a aquella caída en la costa (702 mm vs. 395 mm). Por otra parte, las temperaturas absolutas bajan de los 0°C prácticamente todos los los meses del año en los Andes, lo que representa una más intensa precipitación nival y una mayor duración de la nieve en primavera; ello a su vez significa un período vegetativo más corto en la Cordillera de los Andes (Figura 11.24). En el Llano Central de Chile, lo mismo que en la lado occidental de la Cordillera de los Andes, en Argentina, las precipitaciones disminuyen por efecto de sombra de lluvia y es factible encontrar oscilaciones de temperaturas mayores con bajas y altas más pronunciadas (Veblen *et al.*, 1976; Donoso, 1981 b; Veblen y Ashton, 1982; Gutiérrez, 1984; Donoso *et al.* 1987, 1990a).

Las diferencias geológicas y edáficas son muy contrastadas entre los diferentes sitios en que habitan las poblaciones de *F. cupressoides*. Los suelos de la Cordillera de la Costa están desarrollados sobre un basamento de antiguas rocas metamórficas del tipo micaesquistos, propias de los períodos Paleozoico y Precámbrico. Se trata de suelos muy delgados, con claras evidencias de podzolización y alta acidez (4 a 5 pH) (Peralta, 1975; Veblen *et al.*, 1976; Donoso, 1981b; Veblen y Ashton, 1982; Peralta *et al.* 1979; Kuhne *et al.*, 1985). El tipo de roca laminar de los micaesquistos determina fuertes impedimentos del drenaje en terrenos planos y exceso de drenaje subsuperficial en terrenos con pendientes (Peralta, 1975; Donoso *et al.*, 1990a). El sustrato de la Cordillera de los Andes, en cambio, es esencialmente de origen volcánico, en que el material de este tipo se ha depositado sobre materiales fluvioglaciales y, en ocasiones, metamórficos. El material volcánico varía en textura en función de la distancia a que se encuentre de los conos volcánicos. Estos suelos son muy ácidos y orgánicos, bajando incluso de pH 4, de mal drenaje y con pobreza nutricional de Fósforo y Potasio (Veblen *et al.*, 1976; Peralta *et al.*, 1982; Kuhne *et al.*, 1985; Donoso *et al.*, 1987,1990a) (Figura 11.24).

La geomorfología andina, con grandes diferencias de pendiente, valles profundos de montaña surcados antiguamente por glaciares y variados efectos de volcanismo, introduce fuertes variaciones en las condiciones del suelo y del microclima, que es importante tomarlas en consideración. La Cordillera de la Costa, en cambio, con suaves pendientes en la parte alta donde crece *Fitzroya* presenta condiciones mucho más homogéneas de clima y suelo, lo que permite la ocurrencia de bosques también más homogéneos.

La Depresión Central es una depresión estructural rellenada durante el Cuaternario con depósitos glaciales, fluvioglaciales, aluviales y de cenizas volcánicas. Los suelos se han desarrollado aquí sobre duripanes férricos (fierrillo) y de sílice ubicados sobre depósitos glaciales, lo que deriva en una capa impermeable y una napa freática muy alta durante todo

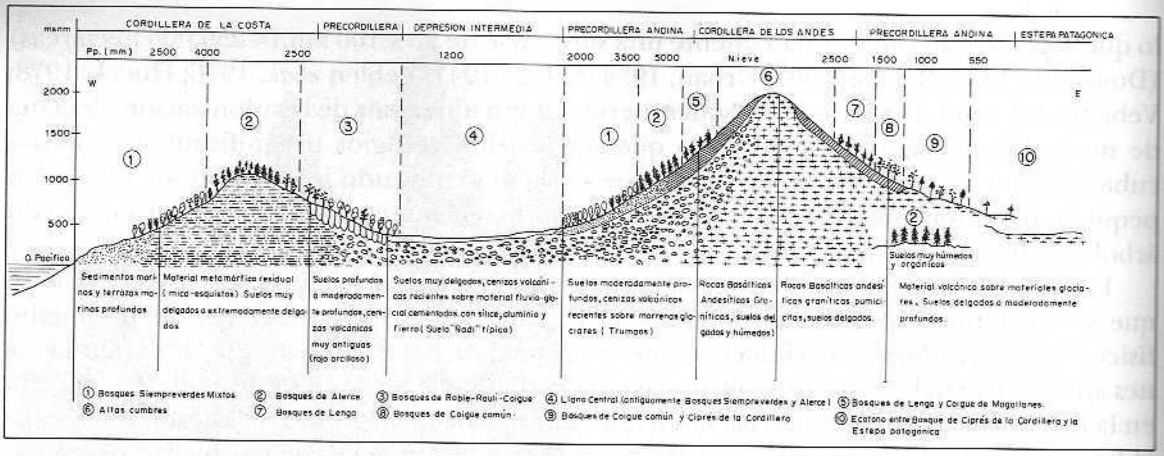

msnm
CORDILLERA DE LA COSTA
PRECORDILLERA
DEPRESION INTERMEDIA
PRECORDILLERA ANDINA
CORDILLERA DE LOS ANDES
PRECORDILLERA ANDINA
ESTEPA PATAGONICA
Pp. (mm) 2500 4000 2500 1200 2000 3500 5000 Nieve 2500 1500 1000 550
2000
1500
1000
500
O. Pacífico
W
E
①
②
③
④
①
②
⑤
⑥
⑦
⑧
⑨
⑩
②
Suelos muy húmedos y orgánicos
Sedimentos marinos y terrazas marinas profundas
Material metamórfico residual (mica-esquistos) Suelos muy delgados a extremadamente delgados
Suelos profundos a moderadamente profundos, cenizas volcánicas muy antiguas (rojo arcilloso)
Suelos muy delgados, cenizas volcánicas recientes sobre material fluvio-glacial cementados con sílice, aluminio y fierro (Suelo "Ñadi" típico)
Suelos moderadamente profundos, cenizas volcánicas recientes sobre morrenas glaciares (Trumaos)
Rocas Basálticas Andesíticas Graníticas, suelos delgados y húmedos
Rocas Basálticas andesíticas graníticas pumicitas, suelos delgados.
Material volcánico sobre materiales glaciares. Suelos delgados a moderadamente profundos.
① Bosques Siempreverdes Mixtos
② Bosques de Alerce
③ Bosques de Roble-Raulí-Coigüe
④ Llano Central (antiguamente Bosques Siempreverdes y Alerce)
⑤ Bosques de Lenga y Coigüe de Magallanes.
⑥ Altas cumbres
⑦ Bosques de Lenga
⑧ Bosques de Coigüe común
⑨ Bosques de Coigüe común y Ciprés de la Cordillera
⑩ Ecotono entre Bosque de Ciprés de la Cordillera y la Estepa patagónica

Figura 11.24. – *Perfil transversal del sur de Chile mostrando variación en el sustrato, en el clima y en la vegetación (Lat. 41° a 41°30' Sur) (Peralta, 1982 y antecedentes del autor).*

el año (Wright 1959-1960). Esto último determinó que la extracción del bosque de *F. cupressoides* significara que hasta hoy esos terrenos sean inútiles y cubiertos con una vegetación pobre que es continuamente cortada para leña o quemada. La reconstrucción del bosque de Alerce en esa área sería de gran valor para las futuras generaciones, no importa cuán lejos en el tiempo ello sea. Sería parte del reencantamiento del mundo que es tan necesario.

Dinámica

Los antecedentes sobre dinámica regenerativa y procesos sucesionales en los bosques de *Fitzroya cupressoides* son de data reciente. La idea común ha sido que se trata de una "especie relicto" que habría tenido una distribución más amplia durante el período Terciario, y que hoy día se encuentra restringida a hábitat relictos muy rigurosos donde muchas otras especies no son capaces de establecerse, y a los cuales *Fitzroya* está restringido debido a su baja capacidad competitiva (Schmithüsen, 1960). Finalmente se argumenta que la especie posee muy pobre regeneración después de las talas, con lo que se quiere indicar que ha reducido su capacidad regenerativa bajo las actuales condiciones de clima porque se trata justamente de un relicto (Veblen *et al.*, 1976). La propuesta argentina a la reunión de 1987 del CITES (Comité Internacional de Comercialización de Especies de Flora y Fauna Amenazadas), apunta precisamente a que se trata de una especie en retrogresión, que no es capaz o tiene muy baja capacidad para regenerar y eventualmente desaparecería como resultado de procesos naturales.

Los antecedentes aportados por Pérez (1970), Ramírez y Riveros (1975), Tortorelli (1956), Dimitri (1956) y muchos otros no documentados, indican escasísima o nula regeneración de *F. cupressoides* en general. Veblen *et al.* (1976) también se refiere a una nula regeneración en áreas previamente explotadas en la Cordillera de los Andes y lo mismo señalan para las mismas áreas con posterioridad Schmidt y Burgos (1976), Rodríguez (1989) y Donoso *et al.* (1993). El primero en referirse a la existencia de regeneración es Kalela (1941). Luego, Schmidt y Burgos (1976) indican existencia de regeneración en áreas abiertas cubiertas con escoria en los faldeos del Volcán Apagado en la Cordillera de los Andes, pero los antecedentes de ese trabajo no publicado parecen referirse más bien a individuos enanos o achaparrados de *F. cupressoides* creciendo bajo condiciones rigurosas,

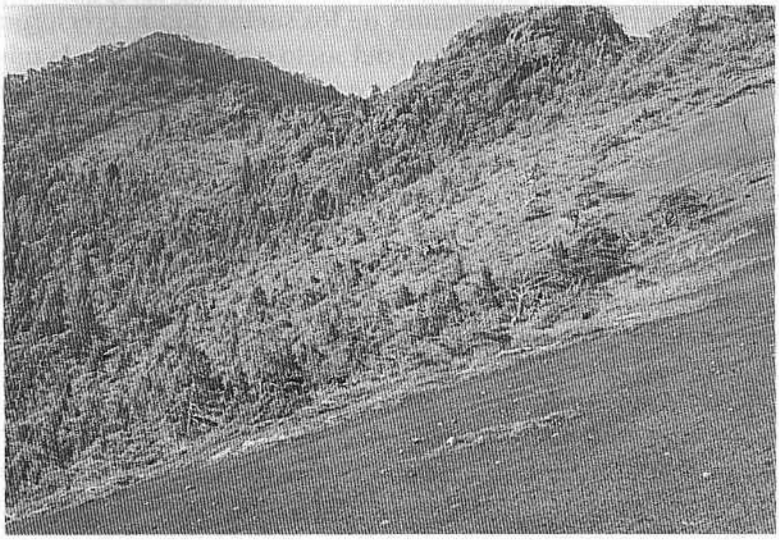


Figura 11.25. – *Árboles de* Fitzroya cupressoides *y* Nothofagus betuloides *achaparrados en las escorias del Volcán Apagado en la Cordillera andina de Contao, que son interpretados como regeneración por algunos autores (Fotografía tomada por el autor en 1986).*

que a regeneración (Figura 11.25). Ellos hacen una confusión en ese documento entre sucesión y zonación (Donoso *et al.*, 1993).

Hueck (1978) hace referencia a regeneración de *F. cupressoides* en los pequeños claros entre los árboles al parecer en la Cordillera de los Andes. Posteriormente los trabajos de Donoso *et al.* (1987), Rodríguez (1989), Donoso *et al.* (1993) y Parker y Donoso (1993) realizan un análisis más acucioso y científico de la dinámica regenerativa y los procesos sucesionales en los bosques andinos de *F. cupressoides.*

Las referencias para la Cordillera de la Costa, en particular para la Cordillera Pelada en Valdivia, son más positivas desde los primeros estudios en cuanto a la regeneración de *Fitzroya.* Veblen y Ashton (1982) comprueban una adecuada regeneración que asegura la permanencia en forma natural de los bosques de *F. cupressoides* de la Cordillera de la Costa, en contraposición con lo que previamente habían asegurado Ramírez y Riveros (1975). Luego, Lorenzo (1985), Donoso *et al.* (1987), Cortés (1990), Donoso *et al.* (1993), Parker y Donoso (1993) y Lara (1991), realizan estudios más extensivos en que comprueban estrategias regenerativas de *F. cupressoides* en la Cordillera de la Costa, que serán discutidas en los párrafos siguientes.

Los estudios sobre dinámica de *F. cupressoides* realizados señalan que esta especie posee diferentes estrategias de regeneración. Veblen *et al.* (1976) plantean tres hipótesis que sugieren posibles explicaciones para la eventual falta de regeneración postulada hasta ese momento. La primera hipótesis sugiere que la regeneración de *Fitzroya* podría producirse periódicamente a intervalos relativamente largos, debido a problemas de semillación o de sobrevivencia de las plántulas por razones climáticas. Según esta hipótesis, la extrema longevidad de *F. cupressoides* permitiría que la baja frecuencia de establecimiento o sobrevivencia de las plántulas fuese suficiente para asegurar el remplazo del árbol padre. La segunda hipótesis señala que las propiedades de los suelos sobre los cuales se establecieron los bosques de *Fitzroya*, serían muy diferentes de los suelos donde crecieron otros bosques miles de años atrás por efectos del desarrollo del suelo ocasionado por la misma especie, de una manera similar a como ha sido postulado para *Agathis australis* en Nueva Zelanda. La tercera hipótesis indica a *F. cupressoides* como un relicto que no podría regenerar en las actuales condiciones climáticas, punto al que ya se hizo referencia al principio de esta sección. La hipótesis del cambio climático que haría de esta especie un relicto o algo similar a un fósil viviente bajo condiciones de clima muy diferentes que le impiden regenerar y, por lo tanto, permanecer en el tiempo a futuro, han sido refutadas para varias especies de características similares, como *Podocarpus hallii* y *Dacrydium cupressinum* (Ogden, 1985), *Libocedrus bidwillii* (Veblen y Stewart, 1980; Norton, 1983) y *Agathis australis* (Ogden *et al.*, 1987).

En la Cordillera de los Andes son frecuentes las alteraciones masivas o catastróficas derivadas de tectonismo, volcanismo y en menor grado temporales de viento e incendios. Ellas originan áreas primarias donde las condiciones del sustrato que queda permiten la iniciación de una sucesión primaria. En el capítulo sobre la dinámica de los bosques de *Nothofagus* de la región central sur de Chile se vio que estos fenómenos son parte importante de la dinámica de esas especies y determinan su predominancia en los bosques de esas montañas. Por supuesto este mismo tipo de fenómenos catastróficos son igualmente frecuentes en las áreas andinas donde crecen los bosques de *Fitzroya cupressoides*. Se identifican numerosos deslizamientos o "rodados" de hasta 55 años atrás en las laderas de las montañas, varios de ellos probablemente provocados por el gran terremoto de 1960; se identifica uno ocurrido en 1964 en el Parque Nacional Alerce Andino (41°30' lat. sur); y, en un área de ensayos en el bosque de *Fitzroya* se acaba de producir, en 1990, un deslizamiento en las laderas de exposición norte sobre la Laguna Chaiquenes.

Lara (1991) señala que los modos de regeneración (sensu Veblen, 1993) de los bosques de *F. cupressoides* en las mayores altitudes son los que llama catastróficos como consecuencia de deslizamientos de tierra y una variación de este modo, derivada de la devastación y depositación de lava y cenizas por erupciones volcánicas, la que determina un atraso de 100 o más años en el establecimiento de los árboles después de la alteración. Lara (1991) indica que 102 hectáreas de Contao, de una superficie total de 10.000 hectáreas han sido alteradas por deslizamientos de tierra, mientras que 409 hectáreas, de un total de 425 del Parque Nacional Alerce Andino, han experimentado deslizamientos, siendo éstos los modos de regeneración típicos de bosques del Parque Nacional. La proporción es mucho menor en Contao.

Un estudio realizado en tres de estos deslizamientos en Contao (Rodríguez, 1989; Donoso *et al.*, 1993) demuestra que *F. cupressoides* se establece en ellos con alta frecuencia y abundancia de plántulas (Tabla 11.5). En estos deslizamientos se verifica que *Fitzroya* se encuentran regenerando favorablemente a lo largo y ancho de estas pendientes desnudas, pero la colonización es gradual, iniciándose en los sitios más favorables. Ello significa que el proceso total de colonización podrá demorar varias décadas, lo que en términos de la gran longevidad de *F. cupressoides* significará en el tiempo el establecimiento de un rodal coetáneo en cada uno de estos deslizamientos. Las condiciones más favorables para la regeneración de *Fitzroya* en estos rodados son aquellas de mayor humedad y mayor luminosidad. La especie, al menos en la Cordillera de la Costa, parece producir alguna cantidad de semillas casi todos los años, pero los buenos años de producción son escasos y su periodicidad aún no logra determinarse después de ocho años de registro (Donoso, 1993). Este factor será determinante también en el tiempo que demore la colonización total del deslizamiento por *F. cupressoides*. También actúan como colonizadores en estos deslizamientos *Nothofagus nitida*

Tabla 11.5. – Características del suelo y de la regeneración de tres deslizamientos de tierra, en la región de Contao, Cordillera de Los Andes.

Características del suelo	Deslizamiento 1 (44 a 55 años)			Deslizamiento 2 (30 a 45 años)			Deslizamiento 3 (25 a 30 años)		
	bajo	interm.	alto	bajo	interm.	alto	bajo	interm.	alto
Pendiente (%)	5,2	10,5	46,6	20	46,6	70	31	84	69
Partículas 2 mm (%)	52,7	51,7	68,1	21,9	51,6	63,7	17,1	38,7	73,1
Humedad del suelo (% suelo húmedo)	92,8	63	35,3	100	91,2	72,4	84,6	15,3	30,4
Regeneración por hectárea en primera línea; Frecuencia relativa (%) en segunda línea									
Fitzroya cupressoides	14.463	6.944	1.863	41.083	16.691	6.638	961	192	0
	57,1	48,1	29,4	56,7	58,8	48,3	23,1	7,7	0,0
Nothofagus nitida	16.694	6.111	5.196	15.917	9.559	12.500	12.692	5.769	1.087
	64,3	51,8	58,8	80	70,6	62,1	38,5	42,3	17,4
Otras especies	20.179	8.241	4.755	5.167	11.029	7.759	5.385	7.283	3.043
	64,3	81,5	49,0	53,3	76,5	72,4	61,5	67,6	34,8
Total	51.786	21.296	11.814	62.167	37.279	26.897	19.038	13.244	4.130
	Árboles *Drimys winteri* *Podocarpus nubigena* *Weinmannia trichosperma* *Embothrium coccineum* *Nothofagus antarctica*			Árboles *Weinmannia trichosperma* *Podocarpus nubigena* *Drimys winteri* *Embothrium coccineum* *Pilgerodendron uviferum*			Árboles *Podocarpus nubigena* *Drimys winteri* *Embothrium coccineum* *Saxegothaea conspicua* *Laurelia philippiana* *Weinmannia trichosperma* *Eucryphia cordifolia*		
	Arbustos *Pernettya spp.* *Gaultheria spp.* *Berberis linearifolia* *Berberis serrato-dentata*			Arbustos *Myrceugenia parvifolia* *Tepualia stipularis* *Maytenus disticha* *Amomyrtus luma*			Arbustos *Desfontainea spinosa* *Chusquea macrostachya* *Greigia landbeckii*		

Fuente: Donoso *et al.*, 1993.

o *N. betuloides* con comportamiento similar a *Fitzroya*, dependiendo de la altitud y de la presencia de la especie en los bosques adyacentes y, en menor proporción, *Drimys winteri*, *Weinmannia trichosperma*, *Embothrium coccineum*, *Podocarpus nubigena* y ocasionalmente *Pilgerodendron uviferum* y *N. antarctica*, o especies propias del tipo forestal siempreverde cuando los rodados se encuentran a menor altitud, como *Laurelia philippiana* y *Eucryphia cordifolia* (Rodríguez, 1989). Además, actúan como colonizadores muchas especies arbustivas y herbáceas. La presencia de brinzales de *F. cupressoides* (≥ 5 cm Dap y ≥ 2 m de altura) confirma el éxito de la especie como colonizadora de estas áreas. Por otra parte, la cantidad de plantas de *Fitzroya* en relación con la de las otras especies es similar, y en ocasiones superior, con cifras que pueden llegar hasta más de 70.000 plantas por hectárea en algunas áreas de los deslizamientos.

En los bosques primarios de *F. cupressoides* en la Cordillera de los Andes, la dinámica regenerativa sigue una estrategia general de regeneración en claros. Sin embargo, las grandes diferencias medioambientales, particularmente en lo referido al sustrato y a la cama de semillas desarrollada en el piso forestal determinan fuertes diferencias en la germinación, densidad y éxito del establecimiento de las plántulas. En los bosques en que se aprecia con mayor claridad un pleno éxito de la regeneración es en aquellos de altitudes intermedias a altas, donde se asocia principalmente con *N. betuloides* y *Podocarpus nubigena* (Figura 11.26).

La cama de semillas en estos bosques posee material orgánico descompuesto y más material mineral en el piso, lo que permite mejores condiciones para la germinación de las semillas y establecimiento de las plántulas. La mayor duración de la nieve en el piso de este bosque y un dosel más abierto favorecen también la estratificación de las semillas, tratamiento necesario para romper su latencia (Donoso *et al.*, 1980). La regeneración de *F. cupressoides* se distribuye en forma relativamente homogénea en estos bosques de mediana altitud y se establece principalmente sobre troncos caídos y sobre el piso en claros de 40 a 80 m^2 en el bosque y a veces bajo cobertura de 50% o menos. Todas las especies forestales propias de estos bosques se encuentran regenerando (i.e. *F. cupressoides, N. betuloides, N. nitida, D. winteri, P. uviferum, W. trichosperma, P. nubigena)*, pero especialmente exitosas son *F. cupressoides* y *N. betuloides* (Tabla 11.6) (Figura 11.26) (Donoso *et al.*, 1993).

Lara (1991) refuta la hipótesis de regeneración por claros señalada para estos bosques, señalando que la regeneración de *F. cupresoides* es posible en estos bosques debido a una baja cobertura copas ≤ 30% y menor competencia de otras especies que crecen con mayor densidad y desarrollo en tierras más bajas. Lara delfine a este modo de regeneración como esporádico bajo un dosel arbóreo abierto. A juicio del autor de este libro, la interpretación de Lara (1991) es correcto y, que se interpreta como claros en estos bosques corresponde más bien a un dosel abierto. Sin embargo, lo que ocurre en un dosel abierto en un bosque es que presenta muchos claros y más luz. Por consiguiente, los efectos son los mismos y el problema se transforma en una cuestión de semántica. Quizás lo más importante de eso es entender que algunas de estas plántulas o brinzales que crecen en el piso de estos bosques, especialmente en troncos, son capaces de alcanzar, a veces, el dosel superior, manteniendo una estructura multietánea permanente.

Igualmente exitosa es la regeneración de *F. cupressoides* en aquellos bosques costeros permanentemente húmedos y claros en que *Fitzroya* se asocia con *Tepualia stipularis* y *P. uviferum*, sobre una carpeta de *Sphagnum* (Tabla 11.6) (Donoso *et al.*, 1993).

Donde la capacidad regenerativa de autorremplazo de *F. cupressoides* aparece como más disminuida es en los bosques de grandes dimensiones que crecen en los valles de glaciares en la Cordillera de los Andes. En dos estudios realizados en estos bosques (Donoso *et al.* 1993, Parker y Donoso, 1993), se encontró regeneración, pero en menor cantidad que en los demás tipos de bosques y con una distribución más heterogénea (Tabla 11.6), reflejada por una baja frecuencia (7,5%) en las áreas muestreadas. El histograma de frecuencias de diámetros de las comunidades de estos gigantescos bosques de más de 2.000 ó 3.000 años de edad, en que aparece una distribución de tipo normal para *F. cupressoides* y de tipo J inversa para *N. nitida* y *P. nubigena* (Figura. 11.27) pareciera indicar que *Fitzroya* está siendo reemplazada por esas dos especies (Veblen *et al.*, 1976; Schmidt y Burgos, 1977). Sin embargo, del mismo modo como lo señalan Veblen y Stewart (1982) para los bosques similares de *Libocedrus bidwillii* en Nueva Zelanda, esa es sólo una impresión errada (Donoso *et al.*, 1993). La estrategia de regeneración de estos bosques es sobre la base de claros mayores de 60 m^2 esparcidos en el bosque y formados por la caída de grandes árboles de *F. cupressoides* y también árboles menores de *N. nitida* (Tabla 11.7 y Figura 11.28). En estos claros, en que el sustrato está formado por material semidescompuestos y troncos cubiertos de musgos y enredaderas, las semillas encuentran difícilmente un sustrato adecuado para germinar. Ello se da principalmente sobre troncos caídos dentro los claros (Tabla 11.7 y Figura 11.28), donde se aprecia que el 100% de las plántulas de *F. cupressoides* y más del 80% de las de *N. nitida* ocurren sobre troncos. Por otra parte, la mayoría de las plántulas de *P. nubigena* se establecen en el piso forestal disponible, lo que es consistente con los requerimientos de luz de las especies y el tamaño de sus semilas. La regeneración establecida de

Tabla 11.6. – Frecuencia de regeneración de *F. cupressoides* y especies asociadas en diferentes tipos de bosques en la Cordillera de los Andes en Contao y Cordillera de la Costa en Cordillera Pelada de Valdivia.

Tipo de bosque y especies	Nº de plántulas regenerando por clase de altura(cm) 0-50	51-150	>151	Total
Fitzroya cupressoides-Nothofagus nitida				
F. cupressoides	667 ± 1.547	111 ± 336	14 ± 48	736 ± 1.857
N. nitida	3.092 ± 3.001	771 ± 1.167	139 ± 354	4.014 ± 4.327
P. nubigena	13.606 ± 11.034	2.101 ± 2.092	357 ± 688	16.035 ± 13.202
N. betuloides	1.567 ± 4.647	236 ± 470	128 ± 248	1.937 ± 5.170
Fitzroya cupressoides-Nothofagus betuloides				
F. cupressoides	11.128 ± 16.932	1.372 ± 1.609	211 ± 359	12.442 ± 18.224
N. betuloides	16.361 ± 21.521	1.480 ± 2.059	227 ± 378	18.623 ± 22.791
N. nitida	1.626 ± 5.308	43 ± 154	0	2.269 æ 5.924
P. nubigena	3.501 ± 3.470	281 ± 352	180 ± 301	3.875 ± 3.553
Fitzroya cupressoides-Pilgerodendron uviferum				
F. cupressoides	5.417 ± 5.775	2.667 ± 2.000	722 ± 192	4.500 ± 6.167
N. nitida	3.389 ± 1.273	1.389 ± 918	1.167 ± 928	5.944 ± 2.648
N. uviferum	4.222 ± 7.313	833 ± 1.443	444 ± 770	5.500 ± 9.526
P. nubigena	6.111 ± 1.170	889 ± 822	278 ± 255	7.278 ± 1.295
Bosques costeros de altura				
F. cupressoides	6.370 ± 10.451	2.537 ± 3.988	2.792 ± 4.474	11.387 ± 17.871
N. nitida	8.907 ± 10.210	1.722 ± 2.197	463 ± 594	12.479 ± 12.560
D. winteri	23.630 ± 29.000	1.147 ± 1.425	830 ± 969	25.657 ± 24.737
N. betuloides	14 ± 56	00 0		
Bosques costeros de altura intermedia				
F. cupressoides	4.488 ± 11.248	643 ± 1.393	310 ± 1.226	5.991 ± 11.917
N. nitida	8.008 ± 11.855	1.811 ± 2.928	429 ± 778	10.248 ± 13.087
P. uvifera	2.250 ± 8.955	155 ± 629	48 ± 216	2.456 ± 9.063
W. trichosperma	2.061 ± 4.919	250 ± 555	131 ± 495	2.442 ± 5.353
D. winteri	16.083 ± 19.432	1.883 ± 2.344	512 ± 491	18.478 ± 20.924
Bosques de Fitzroya cupressoides marginal (Contao Andes)				
F. cupressoides	333 ± 577	0	0	333 ± 577
N. betuloides	111 ± 192	167 ± 287	56 ± 96	333 ± 577
P. uviferum	0	0	0	0
N. nitida	8.667 ± 14.724	3.222 ± 5.581	444 ± 770	12.333 ± 21.074
Bosques de Fitzroya cupressoides marginal (Cordillera de la Costa)				
F. cupressoides	— ± —	— ± —	— ± —	0 ± —
W. trichosperma	— ± —	— ± —	— ± —	21 ± —
D. winteri	— ± —	— ± —	— ± —	1.469 ± —
N. nitida	— ± —	— ± —	— ± —	667 ± —

Fuente: Donoso *et al.*, 1993.

esta manera en estos bosques es exitosa como lo demuestra el hecho que se encuentran individuos de *F. cupressoides* de más de 1 m de Dap y probablemente de más de 1.000 años de edad, creciendo sobre troncos caídos de *Fitzroya* de tamaño similar, con sus raíces enterradas en el suelo alrededor del tronco caído (Donoso *et al.*, 1987). Referencias de este tipo son también entregadas por Schmithüsen (1960) para los alerzales de Chaihuín en la Cordillera de la Costa.

Estas estrategias permiten que se mantenga un equilibrio dinámico en estos milenarios bosques de *F. cupressoides*, especie que lenta y discontinuamente ocupa los claros producidos en el bosque por una combinación de causas alogénicas y autogénicas, produciendo la

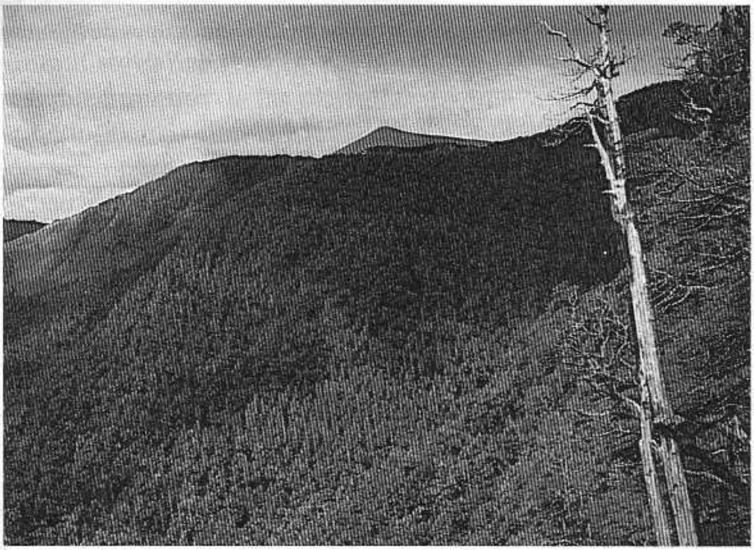


Figura 11.26. – *Bosques de* Fitzroya cupressoides y Nothofagus betuloides *en los faldeos intermedios de la Cordillera de los Andes de Contao (Fotografía tomada por el autor en 1986).*

estructura de la Figura 11.27 c). La gran longevidad de *Fitzroya*, que normalmente supera los 2.000 años, implica que las probabilidades de que ocupe claros de diferentes tamaños producidos en forma estocástica es muy alta, asegurando su permanenecia en el área. Lo mismo señalan para *Agathis australis* Ogden *et al.* (1987) y es válido para *Libocedrus bidwilli* y otras especies Veblen y Stewart 1982, Norton 1983, Ogden 1985). Eta interpretación, que incluye a los eventos catastróficos, no es en absoluto contradictoria con aquella de Lara (1991), como él parece sugerir en su trabajo.

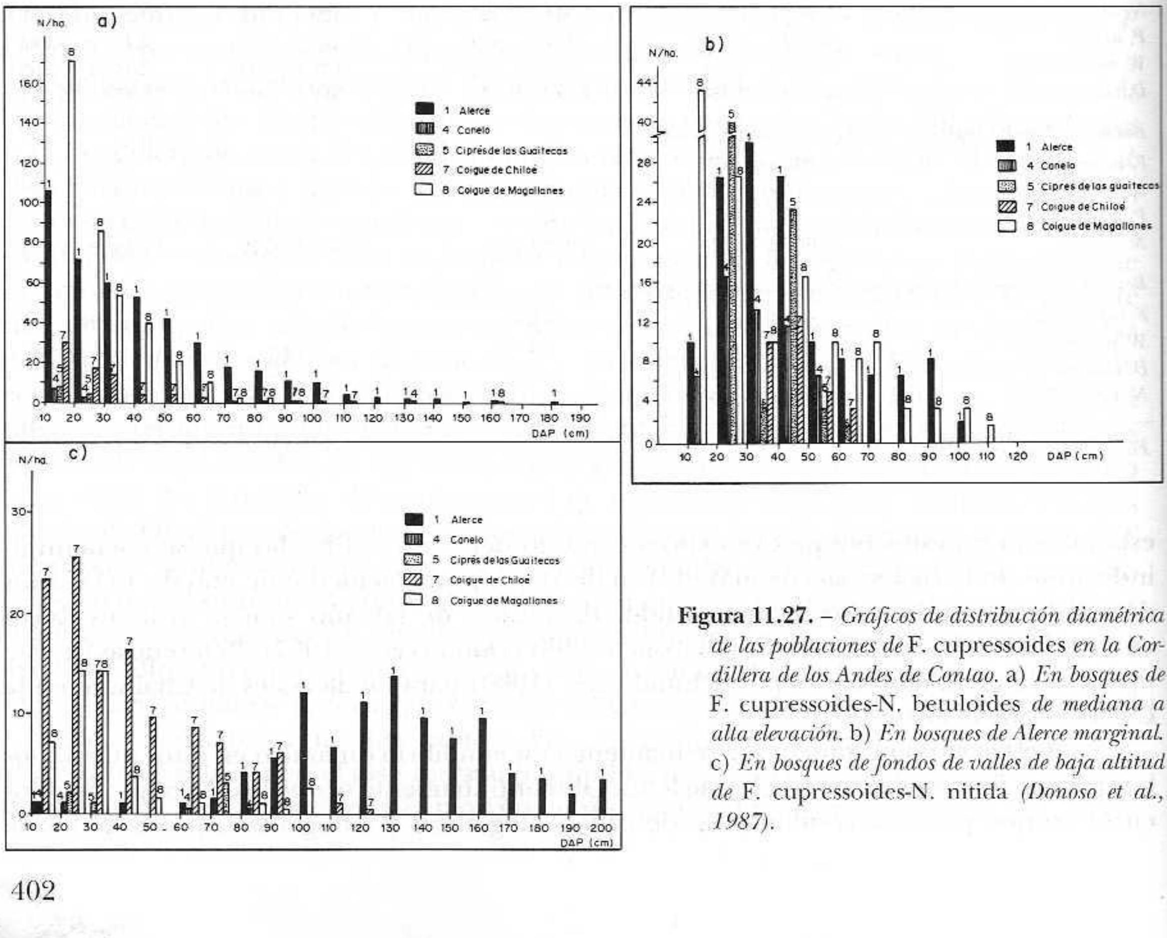


Figura 11.27. – *Gráficos de distribución diamétrica de las poblaciones de* F. cupressoides *en la Cordillera de los Andes de Contao.* a) *En bosques de* F. cupressoides-N. betuloides *de mediana a alta elevación.* b) *En bosques de Alerce marginal.* c) *En bosques de fondos de valles de baja altitud de* F. cupressoides-N. nitida *(Donoso et al., 1987).*

Tabla 11.7. – **Características de los claros por caída de árboles en dos rodales de bosques de *Fitzroya cupressoides* en los Andes de Contao.**

Árbol formador del claro	Nº de claros	Diámetro del árbol formador (cm)		Claro expandido (m^2)		Número de plántulas por claro						Porcentaje de plántulas sobre troncos de cada especie					
						F. cupressoides		*N. nitida*		Otras		*F. cupressoides*		*N. nitida*		Otras	
		Prom.	Rango	Prom.	Rango	Prom.	Rango	Prom.	Rango	Prom.	Rango	Prom.	Rango	Prom.	Rango	Prom.	Rango
Fitzroya cupressoides	14	117	35-196	113	37-476	7	0-36	22	3-70	14	0-30	71.8	0-100	89,9	76-100	26,4	0-100
Nothofagus nitida	12	118	38-120	137	40-736	3	0-32	34	0-105	5	0-9	18,8	0-100	64	0-100	10,4	0-50
F. cupressoides y *N. nitida*	5	138	102-192	231	47-510	36	4-124	45	13-95	2	0-9	100	—	83,1	39-100	0	—
Causa indeterminada	1	—	—	187	—	1	—	8	—	—	—	0	—	0	—	0	—
Todas las especies	32	121	35-210	143	37-736	10	0-124	30	0-105	9	0-30	54,1	0-100	76,3	0-100	15,5	0-100

Fuente: Donoso *et al.*, 1993.

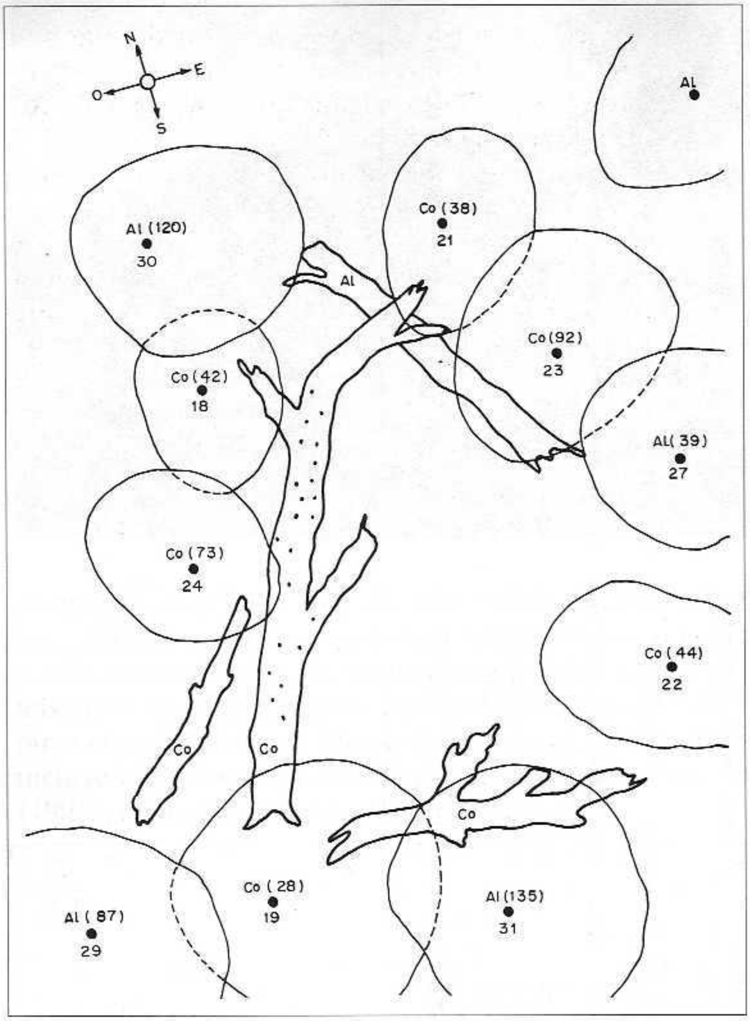


Figura 11.28. – *Claro en un bosque de* F. cupressoides-N. nitida *en Contao. Al*= F. cupressoides, *Co*= Nothofagus nitida, *Ma*= Podocarpus nubigena. *( )= Dap. cm, n= altura,* • = *Plántulas de* F. cupressoides *(Rodríguez, 1989; Donoso et al.,* 1993).

Además de los modos de regeneración catastrófico y esporádico bajo dosel abierto (claros, según el autor del libro) señalados por Lara (1991) para *Fitzroya cupressoides* en la Cordillera de los Andes, el mismo autor se refiere al nicho de regeneración (sensu Grubb), 1977). El nicho de regeneración significa los requerimientos, especialmente de micrositio, de una especie para lograr éxito en su regeneración. Según Lara (1991) éstos son los siguientes para *F. cupressoides*: a) Dap arbóreo ausente o muy abierto con cobertura de copas de < 15%; b) Suelos infértiles o incipientes después de alteraciones serias; c) Baja competencia de otras especies; d) Sustrato adecuado para la germinación, tales como bolsones de humus o acumulación de musgos y litter capaces de retener humedad; e) Disponibilidad de semilla viable.

Las observaciones efectuadas por el autor de este texto en ambas cordilleras indican que no siempre esos requerimientos son tan estrictos como los señalados por Lara. En definitiva se estima que para definir este punto se requiere un estudio autoecológico más acabado de *F. cupressoides.*

En los bosques de la Cordillera de la Costa de Valdivia la regeneración de *F. cupressoides* es abundante, siendo más densa y más regularmente distribuida en los de mayor altitud

(Tabla 11.6). La distribución de clases de edad en estos rodales que son de segundo crecimiento refleja un vigoroso y continuo establecimiento de la regeneración (Figura 11.29). Abundante regeneración de *Fitzroya* en estos bosques ya había sido documentada por Muñoz (1960) y Veblen y Ashton (1982). El estudio realizado por Parker y Donoso (1993) y por Donoso *et al.* (1987, 1993) confirma plenamente esa afirmación. Sólo Ramírez y Riveros (1975) habían informado sobre una regeneración moderada. La regeneración en el interior de estos bosques está restringida a claros y en sectores sobre suelo mineral expuesto o sobre troncos caídos o tocones de árboles cortados en el pasado (Donoso *et al.*, 1993). En los sitios del bosque donde el dosel es muy cerrado o el sotobosque es muy denso, no se encuentra regeneración (Ramírez y Riveros, 1975; Veblen y Ashton, 1982; Donoso *et al.*, 1993).

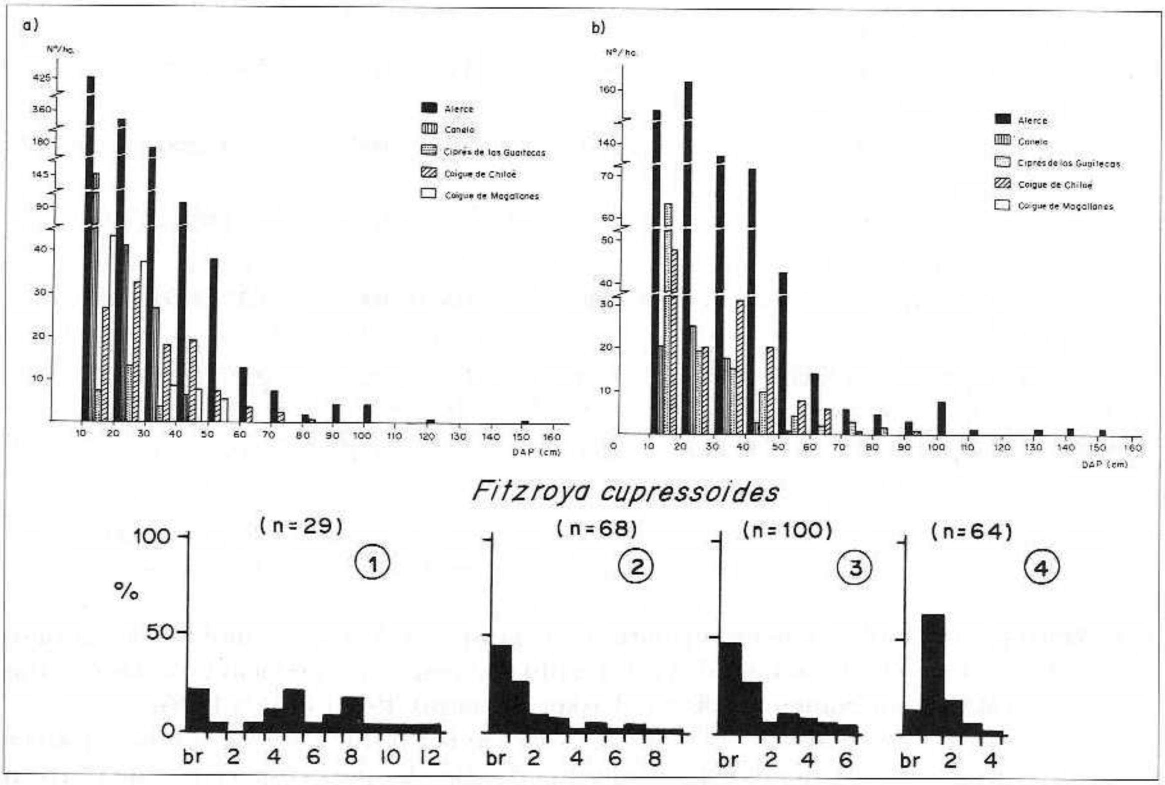


Figura 11.29. – *Distribuciones diamétricas del conjunto de rodales de* F. cupressoides *en sectores altos* (a) *e intermedios* (b) *de la Cordillera de la Costa de Valdivia. En rodales individuales (1, 2, 3, 4) la distribución de tamaños de* F. cupressoides *es menos regular, pero indicativa de vigorosa regeneración (Veblen y Ashton, 1982).*

La más baja frecuencia de regeneración y establecimiento de *F. cupressoides* hacia las menores altitudes en la Cordillera de la Costa puede interpretarse como un indicador de la mayor dificultad de la especie para competir con especies más agresivas bajo mejores condiciones de sitio, como son *D. winteri, N. nitida* y *W. trichosperma.*

Esta situación se hace más extrema en las más bajas altitudes donde se desarrolla el bosque de Alerce marginal y entran en competencia más especies del tipo forestal siempreverde (Tabla 11.6 y Figura 11.27 b) (Donoso *et al.*, 1990b; Donoso *et al.*, 1993). El problema

Tabla 11.8. – Tasas de crecimiento en altura de la regeneración vegetativa y sexual de *F. cupressoides* en diferentes sitios.

Localidad	Altitud (msnm)	% Veg	% Sex	Rango de crecimiento en altura de la regeneración (cm/año)
El Mirador (C. de la Costa)	1.000	100	0	1,08 - 1,85
Endesa (C. de la Costa)	800	26	74	1,56 - 2,56
Endesa quemado (C. de la Costa)	800	17	83	2,35 - 3,08
Ciudad de los Sapos (Llano Central)	200	0	100	2,06 - 2,87
Patamai (C. de los Andes)	700	0	100	1,00
Volcán apagado (C. de los Andes)	900	0	100	1,17 - 1,60
Lago Cisnes (C. Andes Argentina)	600	18	82	2,20 - 2,38
Lago Menéndez (C. Andes Argentina)	500	0	100	3,18 - 3,50

Fuente: Parker y Donoso (1993).

más crítico para el establecimiento no parece ser la disponibilidad de semillas o de sustratos adecuados, sino que las bajas tasas de crecimiento de la especie en relación con las de otras especies y con sus requerimientos de luz (Parker y Donoso, 1993) (Tabla 11.8).

Gran parte de la regeneración de *F. cupressoides* en la Cordillera de la Costa se produce por reproducción vegetativa desde las raíces superficiales, lo que es especialmente claro en los sitios muy rigurosos con suelos podzolizados muy delgados, como se aprecia en la Tabla 11.8 (Veblen y Ashton, 1982; Parker y Donoso, 1993).

Una vez más, también para el bosque de *F. cupressoides* de la Cordillera de la Costa se plantea a través de una Tesis de Pregrado (Lorenzo, 1985) un esquema de fases de regeneración en una dinámica cíclica. Se señala aquí que la estructura del bosque es multietánea pero formada por bosquetes coetáneos que representan tres fases: Desmoronamiento - regeneración; Desmoronamiento - crecimiento óptimo; y Envejecimiento.

Nuevamente se confunde la estrategia regenerativa de alteraciones masivas por efectos alogénicos como fuego o talas y de claros en el dosel y en el piso con una ciclicidad que no es válida conceptualmente. Además, el desmoronamiento de árboles corresponde aquí a lo que quedó en diámetros mayores de explotaciones muy antiguas.

En las 2.000 hectáreas de bosque explotado a tala rasa en la Cordillera de los Andes no se ha encontrado regeneración (excepto por una plántula en total) de *F. cupressoides*, en tres muestreos diferentes realizados (Veblen *et al.*, 1976; Schmidt y Burgos, 1977; Rodríguez, 1989; Donoso *et al.*, 1993). La explicación más factible es el efecto de la masa de desechos y troncos que quedaron cubriendo el área impidiendo la regeneración y que, al menos en el corto plazo, la sucesión tiende hacia una vegetación arbustiva más que hacia una arbórea.

En contraste, en áreas explotadas y quemadas en la Cordillera de la Costa de Valdivia la regeneración es abundante y exitosa (Tabla 11.9). Estudios de Philippi (1865) en la Cordillera de la Costa de Chiloé señalan, y también es comprobado en Valdivia por Veblen y Ashton (1982), Donoso *et al.* (1993) y Donoso y Parker (1993), que la regeneración en estas áreas taladas y quemadas es exitosa si quedan árboles semilleros en las proximidades y si no hay interferencia de ganado vacuno. Ésta es en parte la razón por qué en extensas talas rasas no hay regeneración de *F. cupressoides* o es muy escasa (Donoso *et al.*, 1993). Renovales de 30 a 40 años de varias hectáreas se encuentran en la Cordillera Pelada, demostrando el éxito de la regeneración. Uno de ellos se está estudiando (Donoso *et al.*, en preparación) (Tabla 11.10).

4. Tipo forestal Ciprés de las Guaitecas

Antecedentes y descripción

La especie conífera *Pilgerodendron uviferum* forma bosques puros y mixtos que han sido intensamente explotados y quemados en buena parte de su distribución geográfica.

Pisano (1954) y Fuenzalida (1965) no los caracterizan como asociaciones o tipos forestales en que la conífera sea la especie dominante, sino que la mencionan como una especie componente importante en la "selva valdiviana de la Costa", en los "alerzales", en la "selva de Chiloé", en el "bosque magallánico siempreverde" y en la "tundra magallánica". Del

Tabla 11.9. – Regeneración de *Fitzroya cupressoides* y otras especies en un área alterada por explotación y fuego en la Cordillera de la Costa de Valdivia.

	Nº de individuos / ha por clases de altura (m)				Frecuencia (%) en parcelas de
Especies	0-50	51-150	-151	Total	2 m^2
Fitzroya cupressoides	3.167	1.175	667	5.009	6,7
Gevuina avellana	1.184	175	333	1.692	13,3
Drimys winteri	24.000	5.860	9.167	39.027	63,3
Saxegothaea conspicua	4.202	333	1.675	6.210	25,0
Podocarpus nubigena	26.904	2.877	3.403	33.184	68,3
Weinmannia trichosperma	175	—	—	175	1,7

Fuente: Sandoval y Donoso, 1987.

Tabla 11.10. – Tabla de rodal de renoval de *F. cupressoides* en la Cordillera de la Costa de Valdivia.

Clase diamétrica	Nº individuos/ha	Área basal/ha (m^2)
4,1-5,0	600	1,02
5,1-6,0	600	1,50
6,1-7,0	522	1,80
7,1-8,0	344	1,56
8,1-9,0	256	1,56
9,1-10,0	300	2,21
10,1-11,0	211	1,91
11,1-12,0	222	2,41
12,1-13,0	111	1,41
13,1-14,0	67	0,97
14,1-15,0	44	0,75
15,1-16,0	—	—
16,1-17,0	44	1,89
17,1- +	78	2,32
Total	4.032	21,31

Fuente: Donoso *et al.*, 1989 (Simposio Taller Silvicultura).

mismo modo Tortorelli (1956) lo ubica en la parte meridional de los bosques subantárticos por la vertiente argentina de la Cordillera de los Andes. Oberdorfer (1960) lo identifica como Pilgerodendronetum Oberdorfer, y Schmithüsen (1960) lo señala como bosque de *P. uviferum* en los bosques de coníferas de los Andes australes. Igualmente, Veblen y Schlegel (1982) lo ubican como bosque de *P. uviferum* entre los bosques siempreverdes con coníferas y como bosques en suelos de mal drenaje entre los bosques latifoliados principalmente siempreverdes, dentro de su clasificación fisionómica-ecológica de los tipos forestales del sur de Chile. La clasificación preliminar del bosque nativo de Chile del Instituto Forestal (Yudelevich *et al.*, 1967) lo identifica por primera vez como tipo forestal Ciprés, señalando que incluye todos los rodales en que Ciprés de las Guaitecas (*P. uviferum*) es la especie predominante. Así lo confirma la tipología forestal actual (Donoso, 1981 b), indicando que se trata de tipo forestal Ciprés de las Guaitecas cuando el rodal contiene a lo menos 10 individuos de *P. uviferum* por hectárea y cada uno mayor de 2 m de altura.

Este tipo forestal se ubica entre los 39°35' Lat. sur (Martínez, 1981) y los 54° Lat. sur (Pisano, 1977). Su característica más general es su desarrollo en sitios extremadamente húmedos. En el sector continental, en la parte septentrional de su distribución, crece en algunos de los llamados "mallines" (Ferriere, 1982), siendo el más septentrional aquel descrito en la Cordillera de los Andes por Martínez (1981) (Figura 11.30). Estos mallines se encuentran en posiciones topográficas planas, incluidas las tierras bajas, como ocurre en las proximidades de Valdivia, pero son más frecuentes en las tierras altas de ambas cordilleras. Estos sectores con *P. uviferum* en su área septentrional corresponden aproximadamente a los bosques de *Tepualia-Pilgerodendron*, dentro de los bosques en suelos de mal drenaje descritos por Veblen y Schlegel (1982), en que *P. uviferum* crece a veces con *Drimys winteri* en medio de una maraña densa de 5 a 8 m de altura de *Tepualia stipularis*. Esta especie crece

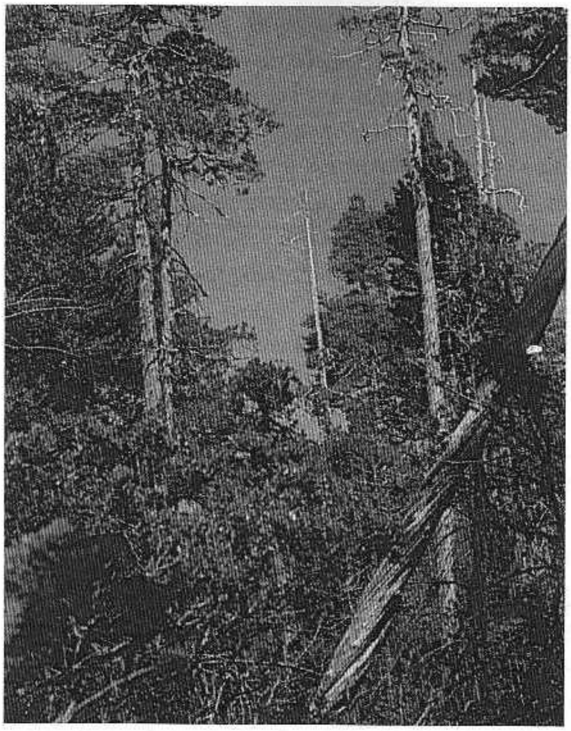


Figura 11.30. – *Bosque de* Pilgerodendron uviferum *propio del mallín más septentrional con la especie ubicado en la Cordillera de los Andes de Panguipulli (San Pablo de Tregua) (Fotografía tomada por M. González en 1991).*

con troncos horizontales o reptantes por encima de un suelo oscuro con agua estancada y rico en materia orgánica. Este tipo de comunidad es conocida como "Tepual". En los alrededores de los tepuales, en sitios de drenaje algo mejor, crecen árboles de *Nothofagus nitida.*

La vegetación asociada a estos tipos de bosques de Ciprés de las Guaitecas es variable según el área de que se trate. Alrededor de los mallines, crece *P. uviferum* sin *T. stipularis* y con especies como *Saxegothaea conspicua, Nothofagus dombeyi, Weinmannia trichosperma, Eucryphia cordifolia,* entre otras (Martínez, 1981). Cruz y Lara (1981) describen al sur de la Isla de Chiloé bosques de *P. uviferum* creciendo en tepuales, asociado con *N. nitida* y *P. nubigena* en suelos de mayor profundidad y mejor drenaje, y con *N. betuloides, Lomatia ferruginea, N. antarctica* y un sotobosque diferente en suelos de drenaje más malo y de menor profundidad. En las áreas más húmedas y de más mal drenaje dentro del tipo forestal Alerce, es también común la presencia de *P. uviferum,* que en sitios extremos llega a desplazar a *F. cupressoides* (Donoso *et al.*, 1987, 1990b; Veblen y Ashton, 1982).

En la región de Palena (43° a 44° Lat. sur) se describen también "mallines" en situaciones altas (300 msnm) dominados por *P. uviferum* en el dosel arbóreo. Pero lo típico en la región, en la parte continental, son los bosques de *P. uviferum* ubicados en el litoral entre 30 y 50 msnm, sobre un sustrato muy húmedo, cubierto en gran parte por musgos. Las especies de carácter arbóreo asociadas a *Pilgerodendron* en estos sitios, como *Drimys winteri, Embothrium coccineum, Gevuina avellana, Nothofagus nitida* y *Weinmannia trichosperma,* alcanzan sólo tamaños arbustivos de 1 a 2 m de altura (Gajardo, 1976). En la medida que se asciende algo en altitud desde el litoral, penetrando en el bosque siempreverde, se hace más densa y de mayor tamaño la maraña de *Tepualia stipularis,* asociada con *P. uviferum* y *N. nitida.* En algunos sectores, como en las cercanías del volcán Corcovado, se ubican rodales importantes de este bosque (Gajardo y Puente, 1976). Más al sur, a los 46°18' Lat. sur, en la Península de Taitao, Innes (1991) describe un bosque abierto de *N. betuloides-P. uviferum*, como una forma degradada por fuego y explotación forestal anterior, que se extiende desde el nivel del mar hasta los 600 m, y que a través de un ecotono se introduce más arriba en un bosque de *N. betuloides.*

La asociación de *P. uviferum* con *T. stipularis* es casi permanente y se mantiene hacia los bosques de las islas y litoral en Aysén y Magallanes (Donoso, 1981b; Holdgate, 1961; Heusser, 1972; Godley y Moor, 1973; Pisano, 1973; Gajardo, 1976; Pisano, 1977; Cruz y Lara, 1981; Veblen y Schlegel, 1982). Hacia la región austral crece en el continente en las áreas bajas cercanas al litoral, y a lo largo de los ríos (Peralta, 1976).

En las islas de los archipiélagos, desde Chiloé y hasta los 54°20' Lat. sur (Pisano, 1977), crece generalmente en el centro de las islas o en algunos sectores planos cerca de las aguas de los canales (Figura 11.31).

Las características de clima extremadamente húmedo donde se desarrolla este tipo forestal en la región de los archipiélagos, quedan graficadas por los diagramas ombrotérmicos de la Figura 11.32.

Las características del suelo, ubicado generalmente en una topografía y sustrato marcado por la glaciación, las altas precipitaciones, el exceso de materia orgánica a medio descomponer, el drenaje impedido o malo, los pH muy ácidos y los procesos de gleyzación, son descritos en forma más precisa por Peralta (1976, 1978), Pisano (1977) y Cruz y Lara (1981). La visión de un perfil con la descripción de los suelos y de la vegetación hecha por Holdgate (1961) en Puerto Edén, en la región de los canales de Magallanes (49°08' Lat. sur), permite comprobar las características de estos bosques y suelos (Figura 11.33).

Dinámica

Los antecedentes sobre regeneración y dinámica de bosques dominados por *P. uviferum* son más bien escasos. Algunos antecedentes se desprenden de los estudios realizados en *Fitzroya cupressoides* en que *P. uviferum* está presente (Donoso *et al.*, 1987). En estos bosques se observa una buena regeneración de *Pilgerodendron* especialmente en los sectores planos más húmedos y con mal drenaje, en los cuales la regeneración de *P. uviferum* supera generalmente a la de *F. cupressoides.* Se tiene poca información sobre periodicidad en la producción de semillas, pero al menos en los bosques de *Fitzroya* parece ser marcada, habiéndose registrado un solo año de buena producción en la Cordillera de la Costa, durante un período de 9 años (Donoso, 1992). Sin embargo, la capacidad germinativa es muy alta, alcanzando a un 73% en laboratorio con 60 días de estratificación en frío, pretratamiento que lo puede lograr naturalmente en su hábitat (Donoso *et al.*, 1980). Con 500.000 semillas por kilo, esa capacidad germinativa es mucho más que suficiente para lograr una buena colonización de las áreas en que la especie habita.

Los antecedentes más importantes en relación con la regeneración de estos bosques pertenecen a Pisano (1973, 1977), y a Cruz y Lara (1981).

En la región del sur de la Isla de Chiloé, donde Cruz y Lara (1981) estudiaron comunidades de *P. uviferum*, éstas se desarrollan principalmente en terrenos planos a ondulados de mal drenaje. En los sectores de relieve abrupto y buen drenaje, entretanto, se desarrolla un tipo de comunidad diferente.

La sucesión primaria comienza en los sectores planos sin drenaje como una hidrosere, en que los pioneros iniciales son musgos del tipo *Sphagnum* o gramíneas. La intemperización del material metamórfico o sedimentación original y el desarrollo en altura de la turba ha originado zonas de mejor drenaje en que el primer colonizador es *P. uviferum.* Esta comuni-

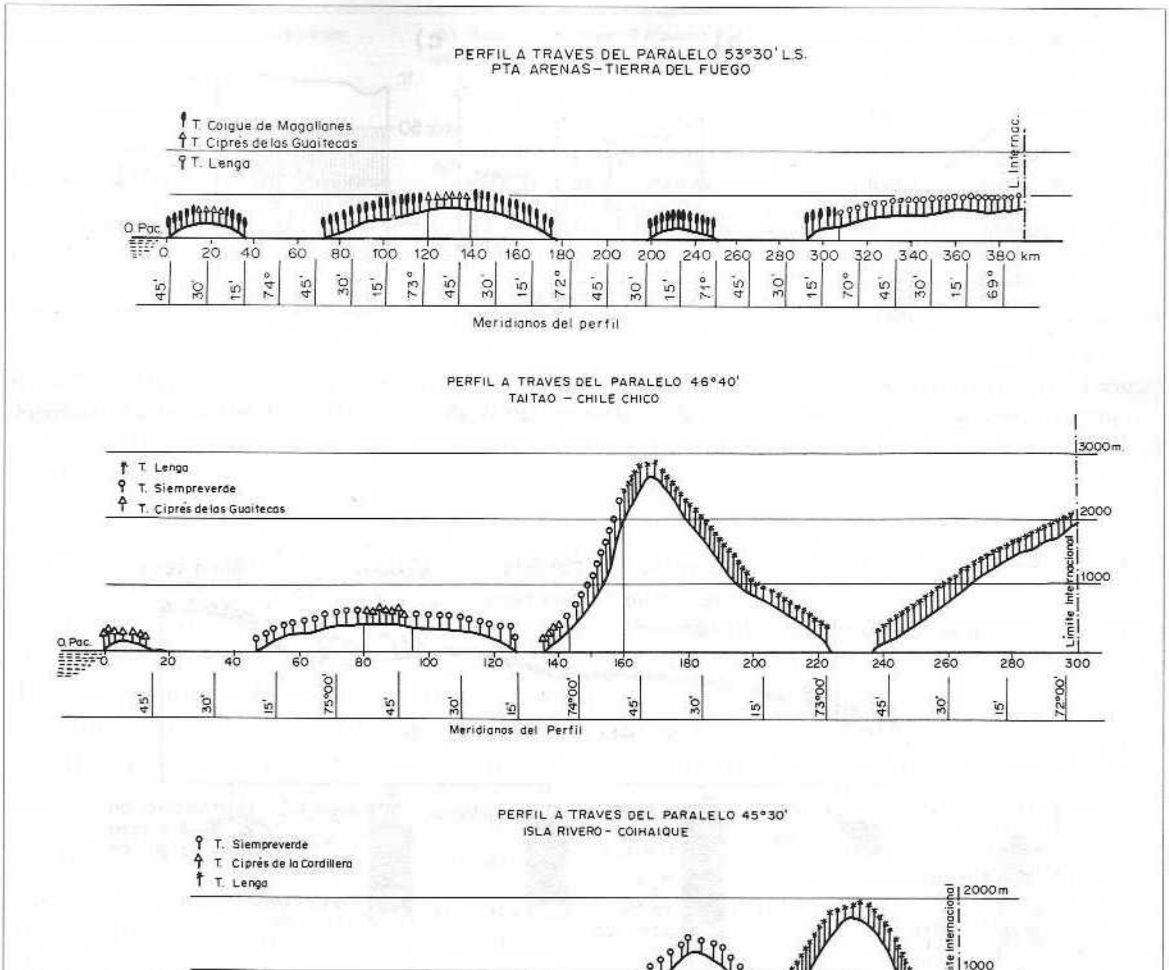


Figura 11.31. – *Perfiles transversales en sectores de la región de los canales y archipiélagos australes, mostrando la distribución de los tipos forestales (Donoso, 1981b).*

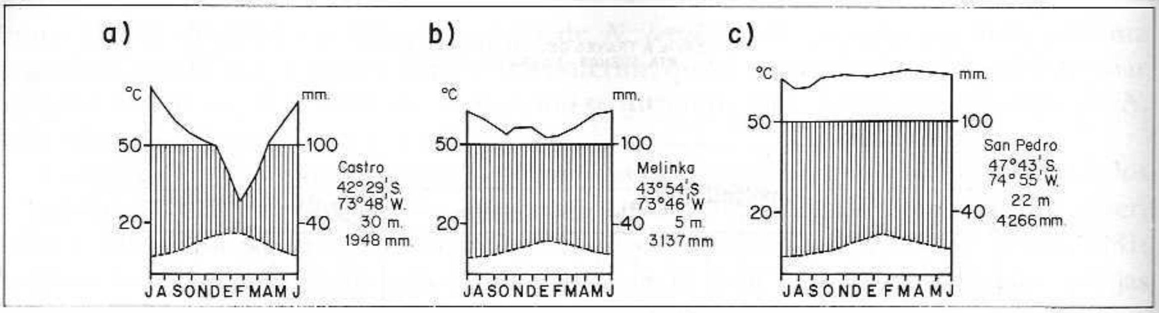


Figura 11.32. – *Diagramas ombrotérmicos de algunas áreas de la región de los canales y archipiélagos australes de Chile.* a) *Castro,* b) *Melinka,* c) *San Pedro y* d) *Evangelistas (Donoso, 1981b; Di Castri y Hajek, 1976), (véase también Figura 10.39).*

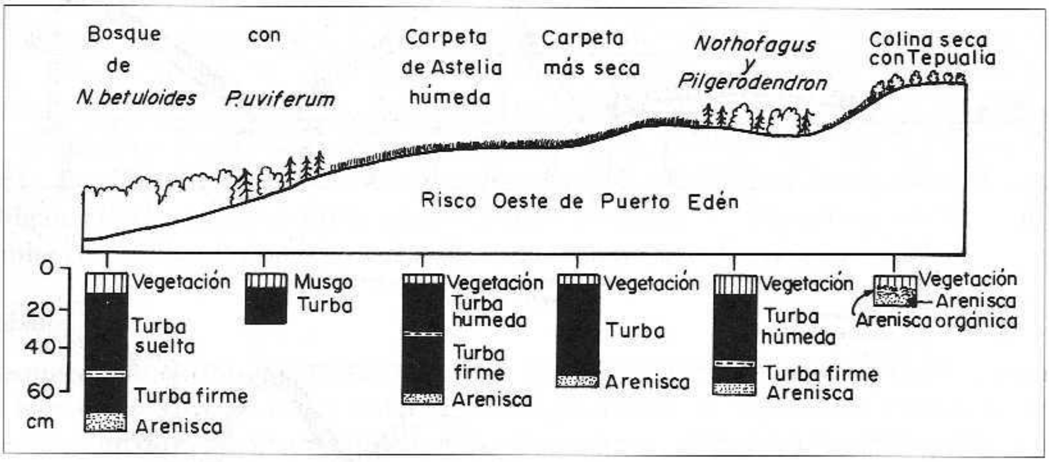

Bosque de N. betuloides con P. uviferum
Carpeta de Astelia húmeda
Carpeta más seca
Nothofagus y Pilgerodendron
Colina seca con Tepualia
Risco Oeste de Puerto Edén
0
20
40
60
cm
Vegetación
Turba suelta
Turba firme
Arenisca
Musgo
Turba
Vegetación
Turba húmeda
Turba firme
Arenisca
Vegetación
Turba
Arenisca
Vegetación
Turba húmeda
Turba firme
Arenisca
Vegetación
Arenisca
Arenisca orgánica

Figura 11.33. – *Tipos de vegetación y perfiles de suelo en las cercanías de Puerto Edén (49°08' Sur) en los Archipiélagos de Magallanes (De Holdgate, 1961).*

dad es llamada "bosque abierto de ciprés" por Cruz y Lara (1991). Presenta una estructura multietánea y la regeneración es muy alta. La fuerte competencia generada frente a las rigurosas condiciones del sitio, manifestadas especialmente por falta de oxígeno y nutrientes, determinan una alta tasa de mortalidad, que se ve reflejada en la fuerte pendiente de la distribución diamétrica de los cipreses (Figura 11.34).

El bosque abierto de ciprés de las Guaitecas mejora las condiciones de drenaje del suelo y permite la invasión por especies más exigentes, como son *Nothofagus betuloides* y *Tepualia stipularis,* constituyéndose el "bosque de ciprés-tepú" (Cruz y Lara, 1981). *P. uviferum* mantiene una estructura multietánea (Figura 11.34 b), pero el establecimiento y desarrollo de su regeneración se deterioran debido a la cobertura formada por las otras especies. *Podocarpus nubigena* y *Drimys winteri* aparecen, aunque sin éxito, en las condiciones más favorables de suelo y bajo cierta sombra.

En la medida que las especies asociadas a ciprés se desarrollan, forman un dosel continuo que produce más sombra e inhibe el establecimiento de la regeneración de *P. uviferum* (Tabla 11.11). Por esto mismo la estructura diamétrica multietánea se hace aplana-

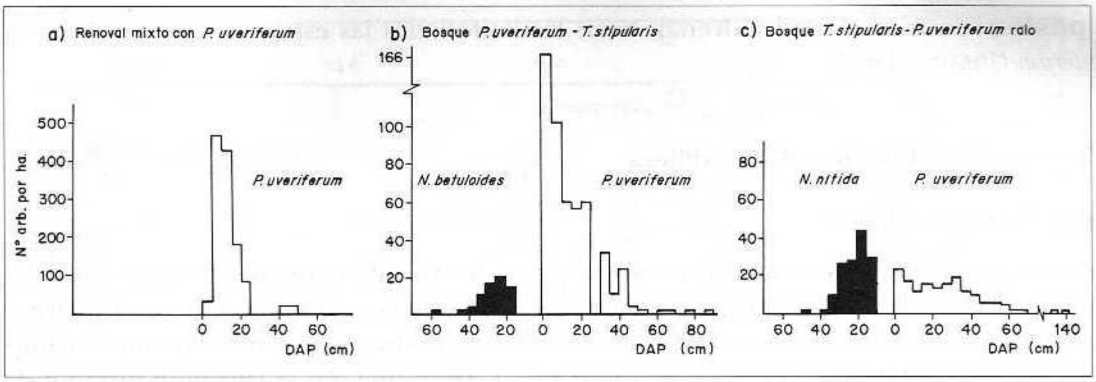


Figura 11.34. – *Características estructurales del estrato arbóreo de los bosques de* Pilgerodendron uviferum *del Sur de la Isla de Chiloé.* a) *Bosque abierto de Ciprés con incendio (renoval).* b) *Bosque de Ciprés-Tepú.* c) *Bosque de Tepú con Ciprés ralo (Según Cruz y Lara, 1981).*

da (Figura 11.34 c). Cruz y Lara (1981) hablan aquí de un "bosque de tepú con ciprés muy ralo".

La estructura de los bosques de ciprés con tepú está muy determinada por las variaciones de la densidad y cobertura de *Tepualia stipularis.* La densidad, área basal y volumen de *Pilgerodendron* se relacionan inversamente con los de *Tepualia.*

Finalmente, los suelos Gley en que se desarrollan estas comunidades se van modificando y constituyendo hábitat más secos en que *P. uviferum* es desplazado por un bosque formado por *Tepualia stipularis, Nothofagus nitida, Podocarpus nubigena* y *Drimys winteri.*

Pisano (1973, 1977) describe una densa regeneración de *P. uviferum* entre los árboles en los bosques de las islas de Magallanes en que esta especie crece junto a *N. betuloides, N. antarctica* y *D. winteri,* con un estrato arbustivo que crece sobre una carpeta de *Sphagnum.* Pisano (1977) interpreta a esta regeneración como un proceso de colonización en las áreas de turba que se están secando, lo que explicaría por qué en los sitios más altos con turbas secas de mejor drenaje, se desarrolla un bosque puro de *P. uviferum.* Es posible que cuando

Tabla 11.11. – Estructura cuantitativa de bosques de *Pilgerodendron uviferum* al Sur de la Isla de Chiloé.

Tipo de bosque	Especie	Densidad N/ha	Área basal m^2/ha	Vol. bruto m^3/ha	Cobertura copas m^2/ha	Altura dosel superior m	Dap. medio cuadrático cm	Regeneración N/ha
Ciprés abierto	*Pilgerodendron uviferum*	1.233	20,5	43,72	—	10,6	14,6	—*
Ciprés-Tepú	*Pilgerodendron uviferum*	563	18,6	39,26	299,7	10,5	20,8	8.007
	Nothofagus betuloides	67	2,6	—	60,3	10,0	—	—
Tepú con Ciprés ralo	*Pilgerodendron uviferum*	212	14,3	29,99	156,8	12,7	29,3	1.375
	Nothofagus nitida	155	5,8	—	152,3	7,0	—	—

Fuente: Cruz y Lara (1981).

[*] La regeneración de *P. uviferum* es abundante en estos bosques, pero en este caso se muestreó un bosque quemado.

se produzca más sequedad y drenaje sean las latifoliadas las especies que desplacen a *P. uviferum* (Pisano, 1973).

5. Tipo forestal Ciprés de la Cordillera

Antecedentes y descripción

Austrocedrus chilensis es una interesante especie de Conífera de los bosques templados sudamericanos que, por su importancia y escasez, ha sido considerada como un tipo forestal en la tipología forestal chilena (Donoso, 1981 b). Sin embargo, donde es realmente importante y forma masas más o menos extensas es en Argentina, en la vertiente oriental de la Cordillera de los Andes (Tortorelli, 1956; Hueck, 1978; Dezotti y Sancholuz, 1992 y en prensa). Del mismo modo que al referirse a los bosques de *Araucaria araucana* y de *Fitzroya cupressoides,* es conveniente ubicar en conjunto a los bosques de *A. chilensis* del lado chileno y del lado argentino, porque forman una unidad dentro de otra unidad mayor, como son los bosques templados de Sudamérica (Figura 11.35). Se trata además de una especie longeva, que puede superar los 500 años de edad (Bonisegna y Holmes 1990).

Tortorelli (1956) identifica a los bosques de *A. chilensis* dentro de la parte septentrional de los bosques subantárticos o andino-patagónicos. Por su parte Schmithüsen (1960) los identifica en Chile y Argentina como bosques de Coníferas en las asociaciones forestales de los Andes australes. Hueck (1978) los ubica en conjunto con los bosques de *A. araucana* como los bosques andinos de coníferas más importantes, no considerando curiosamente, bajo esa condición, a los bosques de *F. cupressoides.* Pisano (1954) y Fuenzalida (1965) no distinguen en su clasificación de la vegetación chilena a los bosques de *A. chilensis,* refiriéndose sólo a la especie como constituyente de la vegetación de las cumbres en los Alerzales, con lo que quieren indicar, seguramente, a los bosques de la región de Palena.

A lo mismo deben referirse cuando señalan la presencia de *A. chilensis* en el bosque patagónico transandino. Donde resulta extraño y pareciera ser errada la anotación de presencia de *A. chilensis* es en el bosque magallánico siempreverde y en la tundra magallánica. La tipología forestal de 1967 (Yudelevich *et al.*, 1967) no considera a estos bosques de *Austrocedrus.*

Donoso (1981 b) los identifica en Chile como el tipo forestal Ciprés de la Cordillera, indicando que se trata de este tipo forestal cuando el rodal posee a lo menos 40 individuos por hectárea y cada uno mayor de 2 m de altura. En su clasificación fisionómica ecológica de los tipos forestales de la región mediterránea de Chile, Donoso (1982) identifica a estos bosques como de Coníferas siempreverdes con lluvias invernales y sequía estival pronunciada, distinguiendo bosques de *A. chilensis* con sotobosque esclerófilo y bosques de *A. chilensis-Nothofagus.*

A. chilensis aparece en el norte como especie, en los 32°39' en el sector chileno de la Cordillera de los Andes (Schlegel, 1962), en condiciones muy rigurosas que le impiden un buen desarrollo, encontrándose a esa latitud sólo individuos aislados, pequeños, de troncos tortuosos. Las asociaciones forestales de *A. chilensis* se inician efectivamente desde los 34°45' en la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes, formando bosquetes asociados con especies esclerófilas, particularmente *Quillaja saponaria, Lithraea caustica, Kegeneckia oblonga* y *Cryptocarya alba* (Schmithüsen, 1960; Donoso, 1982), por encima de los 900 y hasta los 1.800 msnm en exposiciones norte y oeste en especial. En estas mismas altitudes septentrionales los bosquetes de *Austrocedrus* situados en exposición norte se enfrentan a veces con bosquetes de *Nothofagus obliqua* que se ubican en exposición sur, produciéndose mezclas entre

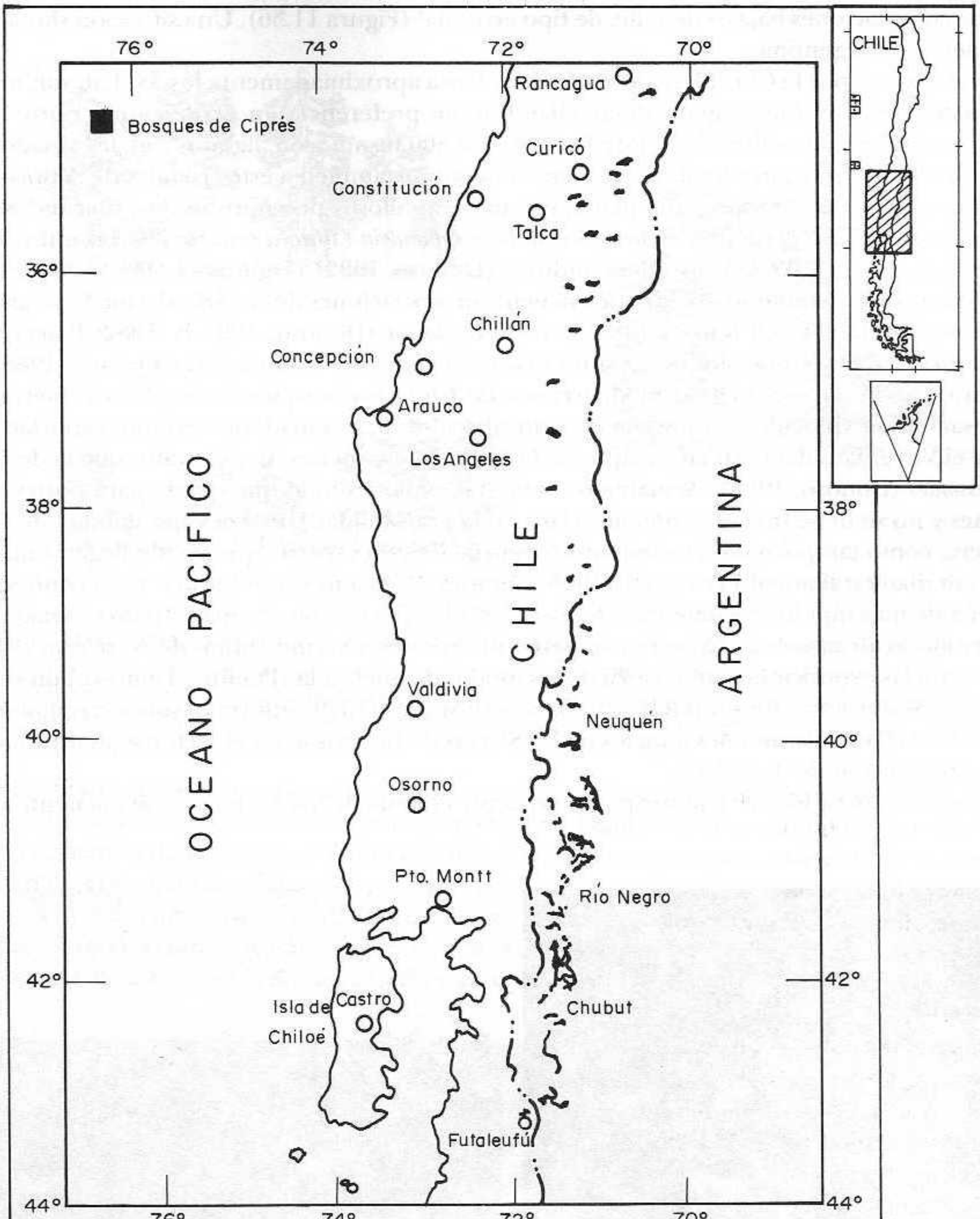

■ Bosques de Ciprés
76°
74°
72°
70°
36°
38°
40°
42°
44°
CHILE
Rancagua
Curicó
Constitución
Talca
Chillán
Concepción
Arauco
Los Angeles
OCEANO PACIFICO
CHILE
ARGENTINA
Valdivia
Neuquén
Osorno
Pto. Montt
Río Negro
Castro
Isla de Chiloé
Chubut
Futaleufú

Figura 11.35. – *Mapa de distribución geográfica actual de los bosques de* Austrocedrus chilensis *en Chile y Argentina (según Dezotti y Sancholuz en prensa b); y Donoso, 1981b, 1982).*

ambos en situaciones bajas o de valle, de tipo ecotonal (Figura 11.36). Una situación similar se observa en Argentina.

Hacia el sur por la Cordillera de los Andes y hasta aproximadamente los 38° Lat. sur, los bosquetes de *A. chilensis* siguen desarrollándose de preferencia en exposiciones norte u oeste, pero a menores altitudes, entre los 400 y los 800 msnm, con algunos rodales aislados en el límite arbóreo altitudinal. Es frecuente encontrar también a estos rodales de *Austrocedrus* en situaciones de topografía plana, en suelos arcillosos poco profundos, ubicándose generalmente entre el subtipo esclerófilo *Quillaja saponaria-Lithraea caustica* y los bosques de *Nothofagus obliqua* o *Nothofagus glauca* andinos (Donoso, 1982) (Figuras 11.36 y 11.37). En estas situaciones de altitudes medias se encuentran asociaciones de *A. chilensis* con *N. obliqua* (Donoso, 1981 b, 1982; Ramos 1983) y con *N. glauca* (Donoso, 1981 b, 1982; Ibarra y Mourgues, 1976) y en ocasiones, en sitios más húmedos, con *N. dombeyi* (Le Quesne, 1988) (Figura 11.38). En esta región mediterránea de Chile los bosques de *A. chilensis* fueron intensamente explotados sin ningún criterio silvicultural, y la madera aserrada, exportada hacia el Virreinato del Perú en tiempos de la Colonia, era incluso de más valor que la de *F. cupressoides* (Donoso, 1983). Actualmente se sigue explotando lo que queda para postes o polines y no se tiene un conocimiento claro de la gran calidad, belleza y durabilidad de la madera, como tampoco del crecimiento potencial de esta especie, que puede llegar a más de 1 cm diametral anual (Tortorelli, 1956, Chesney *et al.*, aún sin publicar). Es la conífera chilena de más rápido crecimiento (Donoso, 1981 b). El crecimiento más rápido y el mejor desarrollo lo alcanza cuando logra competir con éxito con los individuos de *N. obliqua* y *N. dombeyi* en las exposiciones sur o cerca de los fondos de quebrada (Puente y Donoso, aún sin publicar, Wadworth, aún sin publicar). Cavieres y Mieres (1979) informan sobre crecimientos de hasta 2 cm diametrales anuales en las Sierras de Bellavista, en el sector septentrional de la distribución de *A. chilensis.*

Hacia el sur de los 38° Lat. sur por la vertiente chilena de los Andes sólo se encuentran

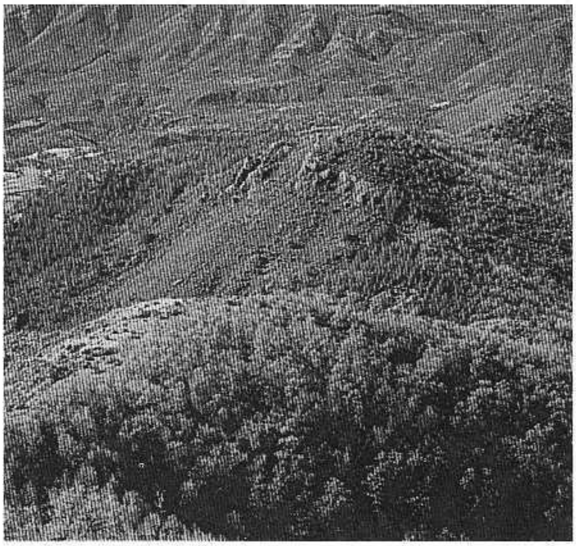


Figura 11.36. – *Bosquetes de* A. chilensis *en exposición norte y* Nothofagus obliqua *en exposición sur en la región mediterránea de Chile (Fotografía tomada por el autor en 1976).*

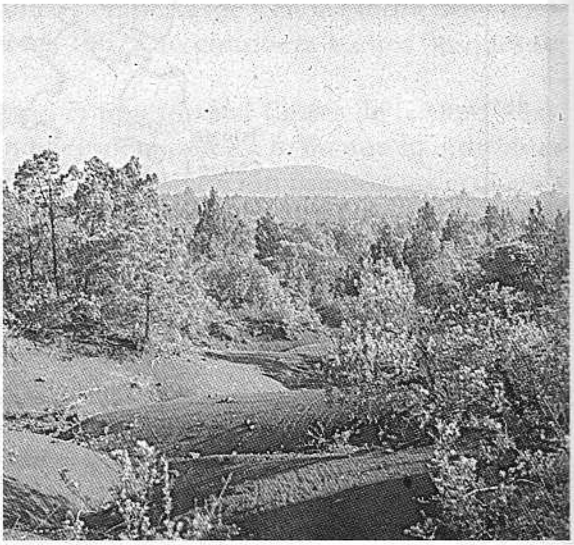


Figura 11.37. – *Bosques de* Austrocedrus chilensis *en suelos muy erosionados en sectores bajos de la precordillera de Parral, asociados con especies esclerófilas y con* Nothofagus glauca *(Fotografía tomada por el autor en 1971).*

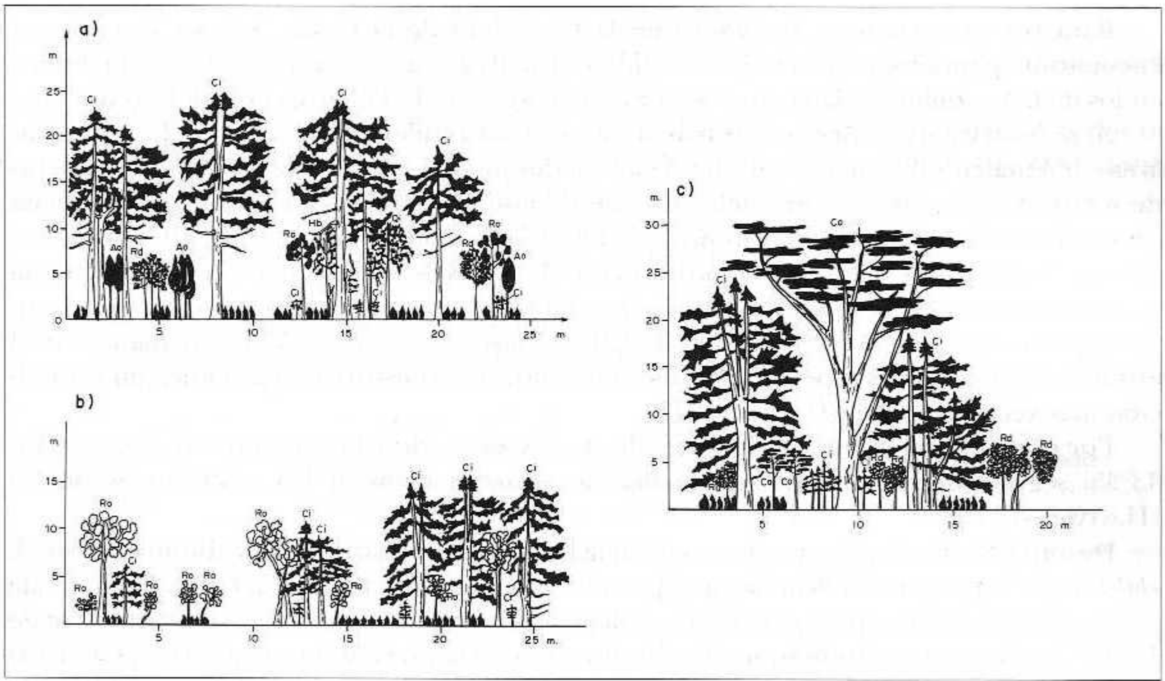


Figura 11.38. – *Perfiles verticales de bosques de* Austrocedrus chilensis *en la Cordillera andina de Talca:* a) *Bosque de* A. chilensis-N. obliqua *de altitudes intermedias,* b) *Bosque de* A. chilensis-N. obliqua *de altura,* c) *Bosque de* A. chilensis-N. dombeyi. *Ci=* A. chilensis, *Ro=* N. obliqua, *Co=* N. dombeyi, *Ao=* Lomatia dentata, *Rd=* Lomatia hirsuta, *Mb= Maytenus boaria, Qi=* Quillaja saponaria. (a.- *y* b.-) *Donoso P., 1988,* (c.-) *Le Quesne, 1988).*

ejemplares aislados en pequeños grupos de *A. chilensis* generalmente asociados a lavas volcánicas de erupciones más o menos recientes (Figura 11.39), como por ejemplo en las provenientes de los volcanes Llaima y Villarrica, o en riscos rocosos casi verticales, como en la ribera este del Lago Ranco.

El medio ambiente y particularmente los suelos en que se desarrolla *A. chilensis* en la región mediterránea de Chile, están descritos con acuciosidad en Ibarra y Mourgues (1976), Ibarra y Peralta (1980), Ramos (1983) y Le Quesne (1988).

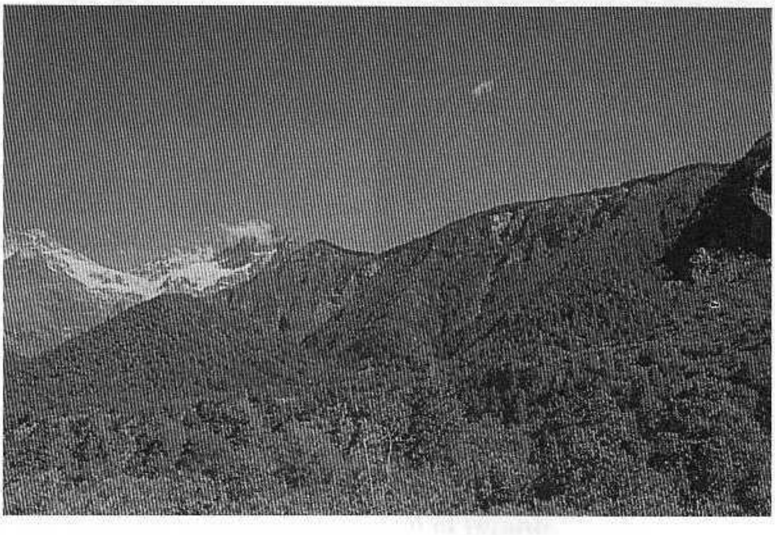


Figura 11.39. – *Bosques de* Austrocedrus chilensis *creciendo asociados a escorias y lavas volcánicas del Volcán Antuco en el Parque Nacional Laguna Laja (Fotografía tomada por el autor en 1985).*

Rara vez se encuentra *A. chilensis* en la Cordillera de la Costa. Así por ejemplo, se encuentran algunos ejemplares en los faldeos orientales de la Cordillera de Nahuelbuta y en los de la Cordillera Pelada en el sector conocido como El Peligro, cerca del río Bueno.

A. chilensis vuelve a encontrarse más al sur en el lado chileno a la latitud de 44° sur en las áreas de Futaleufú-Palena, a altitudes de alrededor de 400 msnm, o más bajas, y en laderas de sotavento sobre rocas o en suelos trumao depositados sobre roca volcánica con buena permeabilidad y textura franco-arenosa (Schmithüsen, 1960; Peralta, 1976, 1977; Donoso, 1981 b) (Figura 11.40). En estas condiciones los bosques de *A. chilensis* corresponden a una prolongación de los bosques de *Austrocedrus* del lado argentino. *A. chilensis* se asocia aquí principalmente con *Lomatia hirsuta* (Radal), *Nothofagus dombeyi* y *Maytenus boaria*, en el estrato arbóreo y varias especies espinosas en el estrato arbustivo, lo que indica una condición más xérica (Peralta y Gajardo 1977).

Por el sector argentino, los bosques de *A. chilensis* se distribuyen entre los 36°30' y los 43°35' según Hueck (1978), en una faja de aproximadamente 10 a 50 km de ancho (Havrylenko, 1989).

Dezotti y Sancholuz (en prensa) revisan la historia de la distribución y abundancia de *A. chilensis* en Argentina, indicando que, por efectos de acción antrópica, como fuego y tala para habilitar terrenos para ganadería, se llegó a principios del siglo xx a una superficie de 13.000 hectáreas de estos bosques. La disminución de la presión humana sobre estas áreas de bosques ha permitido que, en la actualidad se haya alcanzado 159.000 hectáreas de bosques de *A. chilensis* en Argentina. Los mismos autores calculan una superficie potencial de bosques de *A. chilensis* de 623.000 hectáreas.

En otro trabajo aún no publicado, Dezotti y Sancholuz identifican a tres tipos de bosques de *A. chilensis*, que se ubican de oeste a este, en función de un gradiente de menor a mayor humedad, como sigue:

- Bosques marginales, que cubren 31.000 hectáreas ubicados en la zona ecotonal con precipitación anual entre 600 y 900 mm y caracterizados por árboles aislados o en grupos aislados, preferentemente en la cima de lugares elevados, dentro de la estepa graminosa-arbustiva.
- Bosques compactos, con 97.000 hectáreas, ubicados en la zona de precipitación de 900

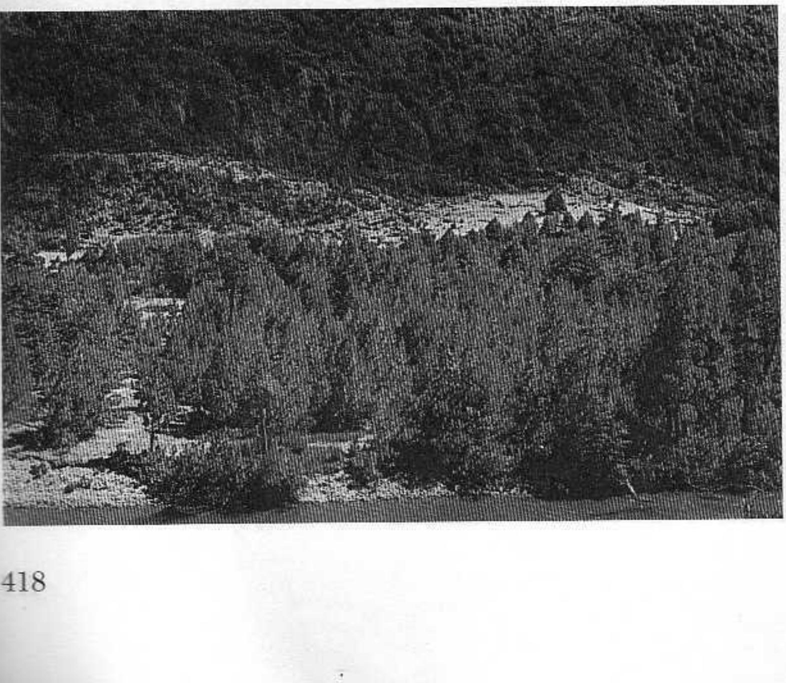


Figura 11.40. – *Bosques de* Austrocedrus chilensis *en las riberas del río Futaleufú y en los faldeos rocosos, que constituyen una prolongación de los bosques argentinos en el límite sur de la especie (Fotografía tomada por el autor en 1991).*

a 1.600 mm anuales y caracterizados por su condición de bosques puros de *A. chilensis*, ralos o densos según las condiciones locales.

— Bosques mixtos, con 31.000 hectáreas concentradas en los sectores más húmedos de la distribución de Ciprés, con precipitación anual entre 1.600 y 2.000 mm. Estos bosques constituyen una mezcla de *A. chilensis*, generalmente con *Nothofagus dombeyi*. Las mejores condiciones de crecimiento y desarrollo se encuentran justamente entre estos bosques y los bosques puros o compactos (Tabla 11.12) (Figura 11.41).

Tabla 11.12. – Valores medios de densidad, área basal, volumen, altura y crecimiento en volumen y diámetro de bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina, según clasificación de Dezotti y Sancholuz (en prensa b).

Tipo de bosques	Densidad (Arb/ha)	Área basal (m^2)/ha	Volumen (m^3/ha)	Altura (m)	Crecimiento	
					Diámetro (mm/ (—/año)	Volumen (m^3/ha/año)
Marginal	268	12,1	57,3	8,1	3,3	1,2
Compacto (Puro)	798	55,6	286,9	13,3	3,8	3,7
Mixto	460	36,7	330,6	22,9	5,6	3,3

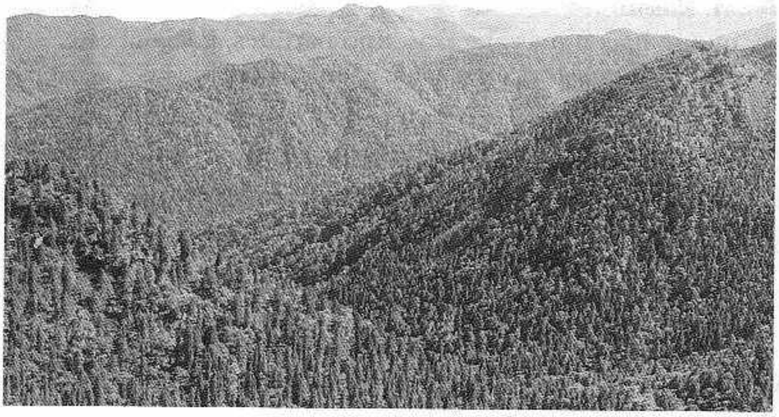


Figura 11.41. – *Bosques de* Austrocedrus chilensis *puros de Argentina en las cercanías del lago Traful (Fotografía tomada por el autor en 1991).*

Debido a la menor humedad y menor competencia de especies agresivas, principalmente latifoliadas, los bosques argentinos de *Austrocedrus* son mucho más extensos y continuos en el lado argentino que en el chileno. Se desarrolla en el sector argentino entre no más arriba de 1.400 msnm en los Andes y la estepa, donde es uno de los primeros árboles que aparecen como individuos aislados o grupos pequeños y ralos de pequeño tamaño, cuando se cruza la Patagonia de este a oeste (Tortorelli, 1956; Hueck, 1978). El clima óptimo en que se desarrolla *A. chilensis* es representado por el diagrama de clima de Bariloche (Hueck, 1978) (Figura 11.42 a). Es útil comparar este diagrama con uno de la región mediterránea de Chile en la Cordillera de los Andes donde crece *A. chilensis* (Figura 11.42 b). En ambos se produce el efecto de mayor sequedad en el verano.

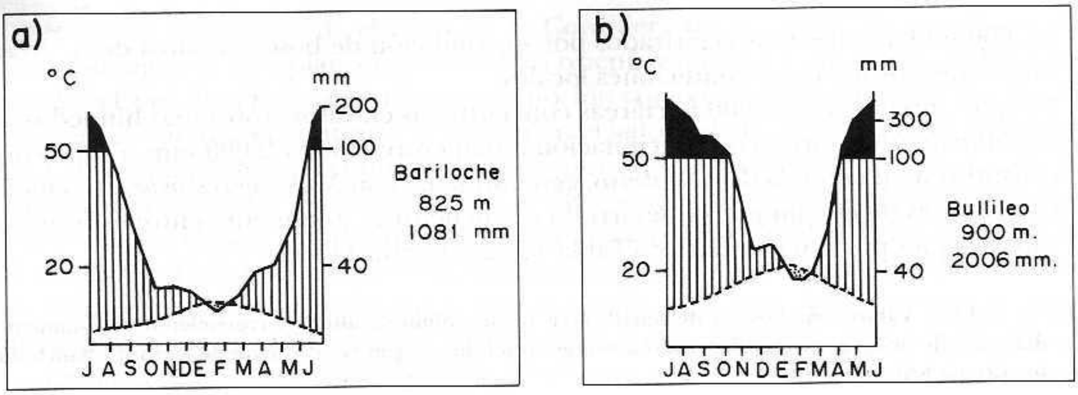


Figura 11.42. – *Diagramas ombrotérmicos de* a) *Bariloche (Argentina) y* b) *Bullileo en la Cordillera de Parral (Chile).* (a.- *Hueck, 1978,* b.- *Donoso, 1981).*

En la Cordillera argentina se ubica de preferencia, al igual que en Chile, en exposiciones norte y oeste. Los mejores bosques, sin embargo, se desarrollan en las planicies, en suelos profundos cubiertos por una capa de humus poco ácido (Tortorelli, 1956; Hueck, 1978), generalmente desarrollados sobre cenizas volcánicas (Veblen y Lorenz, 1987, 1988). En esta área ocurre un pronunciado gradiente de precipitación de oeste a este derivado del efecto de sombra de lluvia de los Andes, y que llega a los 200 mm al año en la estepa. A partir de los 800 msnm por el lado argentino, el gradiente de precipitación va asociado a las siguientes zonas vegetacionales:

- Bosques dominados por *Nothofagus dombeyi,* con un denso sotobosque de *Chusquea culeou.*
- Bosques mixtos de *N. dombeyi-A. chilensis.*
- Bosques puros de *A. chilensis* que se hacen más abiertos, tipo parques, hacia el este.
- Estepa dominada por pastos de *Festuca spp* y *Stipa spp* y arbustos espinosos (Veblen y Lorenz, 1987, 1988).

Detalles vegetacionales de esta región se encuentran en Eskuche (1973) y Gallopin (1978). Las especies más frecuentes asociadas, además de *N. dombeyi,* son *Lomatia hirsuta, Maytenus boaria, N. antarctica* y *Schinus patagonicus.*

Dinámica

Antecedentes sobre regeneración y dinámica de *A. chilensis* en el sector chileno se tienen especialmente a través del pregrado de las Escuelas Forestales universitarias y de otras informaciones generalmente no publicadas.

En el sector más septentrional de la distribución, es decir, en la Cordillera de Colchagua, Cavieres y Mieres (1979) pretendieron, en un Seminario escrito, interpretar la dinámica de los bosques de *A. chilensis* de esa área mediante el esquema cíclico de fases de regeneración, ya varias veces discutido en este texto. Sobre la base de los datos obtenidos concluyen que estos bosques no presentan tales fases y que tienen una estructura multietánea (Figura 11.43). La regeneración es abundante en muchas áreas, lo que unido a la distribución de tipo J inversa de los diámetros en muchos rodales, puede interpretarse como una indicación de que la especie se está autorremplazando con éxito, a pesar de las numerosas acciones humanas negativas dentro del sector (Donoso, 1981 b, 1982; Ramos, 1983). Los gráficos de la Figura 11.44 muestran que una buena cantidad de especies del tipo forestal esclerófilo y, a veces, *N. obliqua,* compiten con *A. chilensis,* pero aunque a veces inhiben el establecimiento

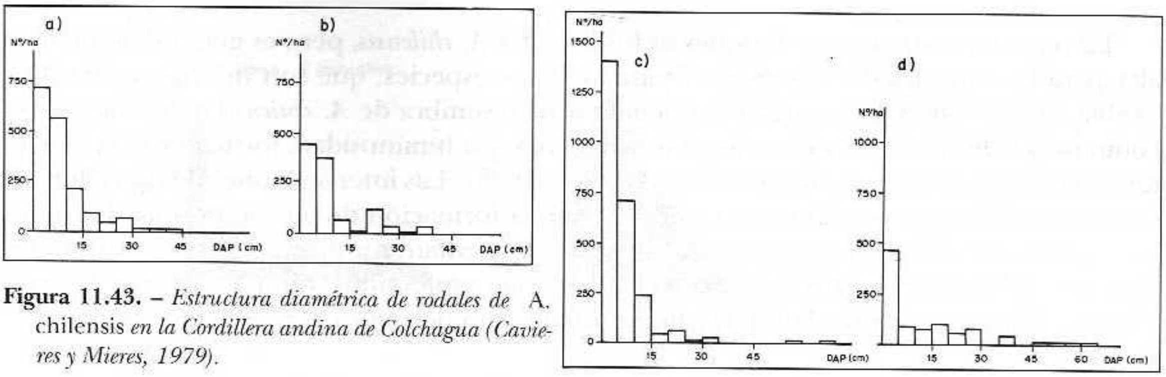


Figura 11.43. – *Estructura diamétrica de rodales de* A. chilensis *en la Cordillera andina de Colchagua (Cavieres y Mieres, 1979).*

continuo, no lo impiden, y normalmente existe una cantidad de regeneración y brinzales que supera, en el caso de *Austrocedrus*, las 2.000 plantas por hectárea. La habilidad para regenerar de *A. chilensis* en estos bosques, parece refutar la condición de relictos que les atribuye Schmithüsen (1960). Más bien deberían considerarse como bosques marginales (sensu Stern y Roche, 1974), en el límite de su distribución septentrional.

Los bosques de *A. chilensis* ubicados poco más al sur de su límite septentrional, en las provincias de Curicó - Talca presentan una estructura de clases diamétricas que, considerando los tocones derivados de una permanente explotación para madera aserrada y para polines, es multietánea (Figura 11.44) (Le Quesne, 1988).

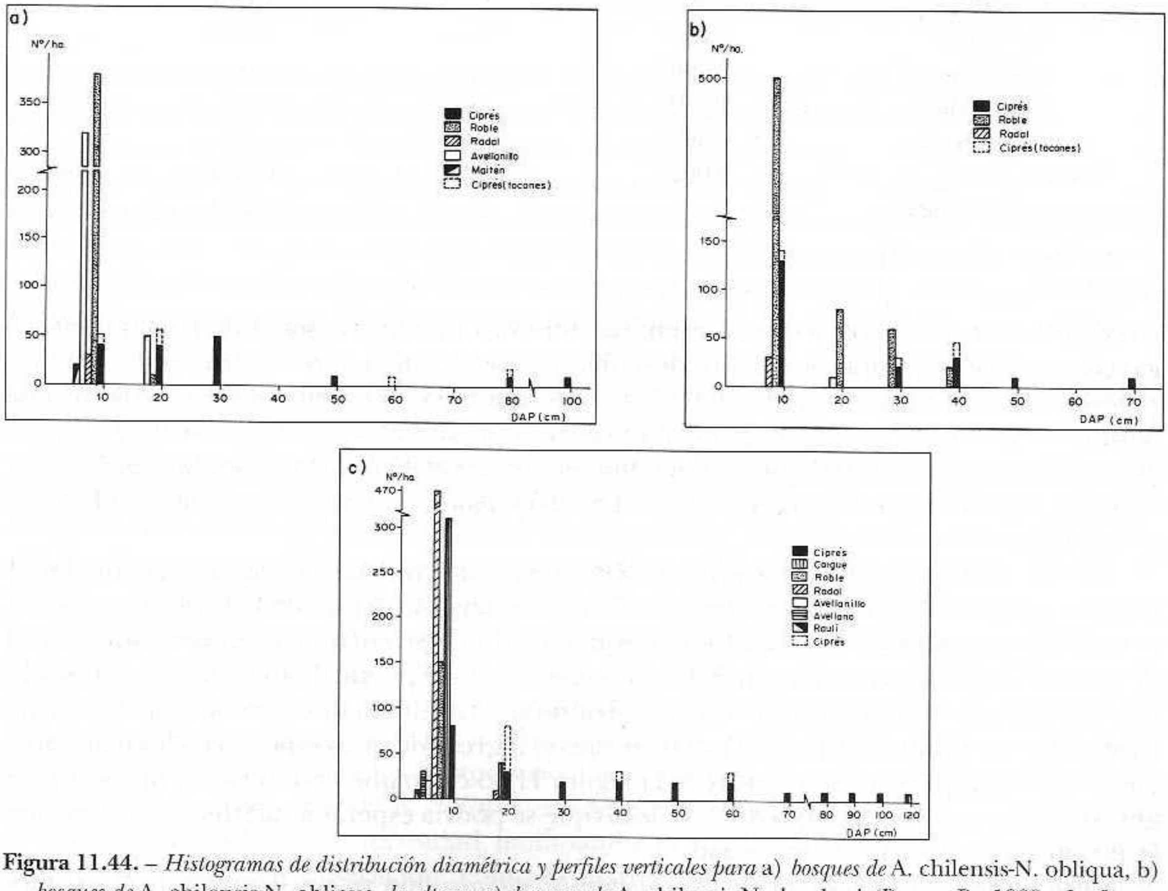


Figura 11.44. – *Histogramas de distribución diamétrica y perfiles verticales para* a) *bosques de* A. chilensis-N. obliqua, b) *bosques de* A. chilensis-N. obliqua *de altura,* c) *bosques de* A. chilensis-N. dombeyi *(Donoso P., 1988 y Le Quesne 1988).*

La regeneración en estos bosques es buena para *A. chilensis*, pero es generalmente más alta para las especies de *Nothofagus* y para las otras especies, que son del tipo esclerófilo (Tabla 11.13). Esta regeneración se encuentra bajo sombra de *A. chilensis* o *N. dombeyi*, así como bajo cobertura rala y espacios abiertos con mayor luminosidad, formándose manchas de regeneración densa de 5 a 20 m^2 (Le Quesne, 1988). Las intervenciones de tipo "floreo" en estos rodales, que son la norma, condicionan la formación de un sotobosque denso de las especies asociadas que regeneran fuertemente mediante reproducción vegetativa (Le Quesne, 1988). El alto número de plantas de especies intolerantes como *N. dombeyi* y *Lomatia hirsuta* reflejan que existe abundante luminosidad para permitir esa regeneración.

Tabla 11.13. – Regeneración (individuos de Dap ≤ 5 cm y altura < 2 m) en rodales de *A. chilensis* con *Nothofagus*.

	Número de individuos por hectárea		
Especie	*A. chilensis-* *N. obliqua*	*A. chilensis* *N. obliqua* altura	*A. chilensis* *N. dombeyi*
A. chilensis	250	500	1.500
N. obliqua	4.250	2.500	—
N. dombeyi	—	—	5.000
L. hirsuta	21.500	3.750	11.000
L. dentata	3.250	—	1.750
G. avellana	500	—	—
L. apiculata	1.750	—	—
Q. saponaria	500	—	—
M. boaria	2.000	250	2.500
C. mucronata	—	—	250

Fuente. Le Quesne (1988).

En el sector mediterráneo andino en que domina el subtipo bosques de Hualo *(Nothofagus glauca)*, Ibarra y Mourgues (1976) describieron rodales de *A. chilensis* y de *Austrocedrus-N. glauca* ubicados en altitudes entre 400 y 500 m y entre 400 y 700 msnm respectivamente. Los bosques puros de *A. chilensis* se presentan esencialmente en exposiciones norte y en pendientes suaves con grados de pureza que fluctúan entre el 65 y el 100% de *Austrocedrus*. Las especies asociadas, con la excepción de *Aextoxicon punctatum*, pertenecen al tipo forestal esclerófilo.

Las distribuciones diamétricas de *A. chilensis* en estos rodales muestran una curva de J inversa en los de menor edad (Figura 11.45 a y b) y una estructura de bosque coetáneo en el rodal de mayor edad (Figura 11.45 c). Aun cuando no se encontró regeneración a nivel de plántulas o brinzales en estos rodales, de su estructura se puede desprender que ha estado ocurriendo un reemplazo más o menos continuo. La alteración derivada de cortas de ejemplares de distintos diámetros ha favorecido el ingreso de otras especies en los diámetros menores, especialmente en el rodal de la Figura 11.45 c), lo que podría estar impidiendo la germinación y establecimiento de *A. chilensis* que se podría esperar a raíz del autorraleo que se produce en ese rodal de más edad.

Curiosamente en el rodal de *A. chilensis-N. glauca*, que se presenta en exposiciones noreste y sureste y a altitud un poco mayor y con pendientes más fuertes (Figura 11.45 d),

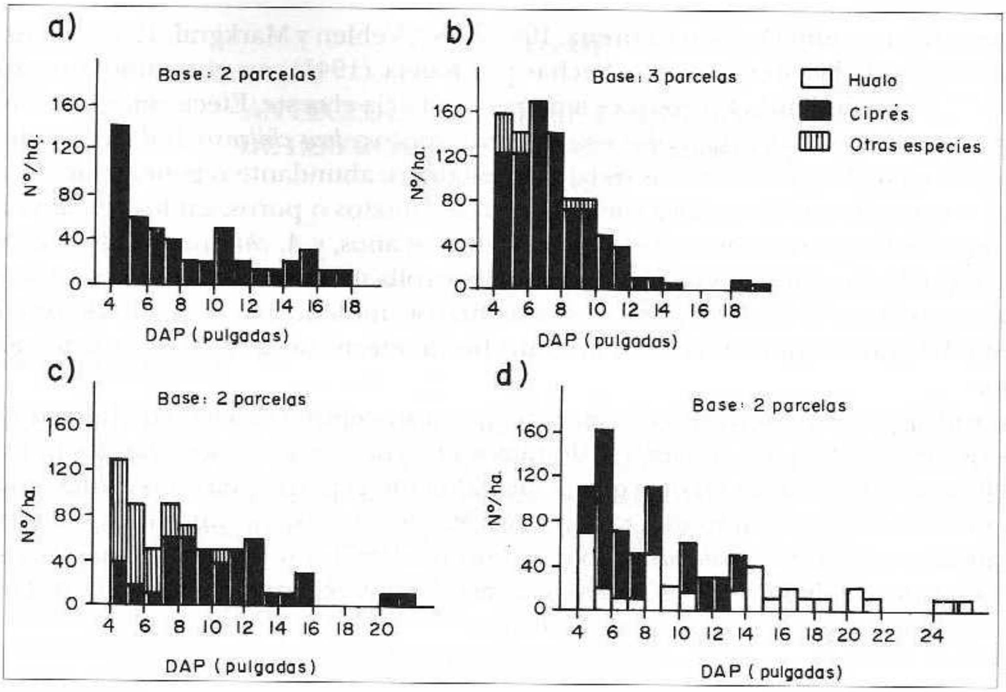


Figura 11.45. – *Distribuciones diamétricas de* A. chilensis *y especies asociadas en* a) A. chilensis *puro 100%*, b) A. chilensis *puro 92%*, c) A. chilensis *puro 65%*, d) A. chilensis-N. glauca *(Ibarra y Mourgues, 1976)*.

se encuentra regeneración natural a nivel de plántulas y brinzales de *A. chilensis* y también de *N. glauca* y otras especies. Los bosques de *N. glauca* son relativamente abiertos y claros, lo que estaría permitiendo el establecimiento de regeneración de *A. chilensis*, especie que, además, demuestra tener cierto grado de tolerancia a la sombra. Es posible que el mejor establecimiento de *Austrocedrus* en este bosque mixto se deba a una menor intervención humana por un lado, y a mayor disponibilidad de humedad originada por la exposición y por el hecho de que las raíces de *A. chilensis* ocupan los horizontes superiores, en tanto que las de *N. glauca* ocupan los horizontes más profundos y húmedos, no produciéndose competencia entre ambos.

Al tratarse de dinámica de los bosques de *A. chilensis* en el sector argentino, es inevitable referirse al hecho de que estos bosques cambian de oeste a este hasta llegar a una condición de ecotono, y finalmente a la estepa patagónica. Al mismo tiempo es también inevitable referirse a la hipótesis de Kalela (1941), quien cree que este gradiente entre la estepa y el bosque lluvioso se encuentra en un estado de flujo debido a aridificación reciente. Entre las observaciones que Kalela realizó que sustentarían su hipótesis, se encuentra la falta de regeneración en el margen bosque/estepa (Veblen y Lorenz, 1987, 1988).

Tortorelli (1956) observó, por el contrario, que *A. chilensis* era una especie en evolución progresiva en casi toda su extensión, lo que se hace evidente al comprobar las grandes superficies cubiertas de brinzales de todas las edades. Además, señala que en casi todos los "cipresales" se observa una marcada tendencia a la dominancia de ejemplares jóvenes de 15 a 25 cm de diámetro y que los bosques maduros son más bien escasos. Tortorelli (1956) señala que esta progresión de *A. chilensis* está determinada por su adaptación a condiciones de poca humedad y de rigurosidad medioambiental que se vienen produciendo en la Patagonia andina por desecación, como lo demuestra la desaparición o disminución de antiguos ventisqueros.

Un estudio reciente (Veblen y Lorenz, 1987, 1988; Veblen y Markgraf, 1988), contrarresta también una de las observaciones hechas por Kalela (1941), en el sentido que especies xéricas estarían invadiendo los bosques más mésicos hacia el oeste. Efectivamente, el análisis de estructura de 14 rodales de *Nothofagus dombeyi* y *Austrocedrus chilensis*, indica que, después de incendios que destruyeron estos rodales, se establece abundante regeneración de ambas especies, la que desarrolla rodales coetáneos, ya sea mixtos o puros. En los rodales mixtos, *N. dombeyi* domina generalmente los 20 a 30 primeros años, y *A. chilensis* los últimos 20 a 30 años de repoblación. Después de esta etapa se desarrolla un dosel cerrado y la regeneración cesa, primero la de *N. dombeyi*, por razones de mayor intolerancia. El efecto de pastoreo y ramoneo del ganado puede haber tenido un fuerte efecto negativo o retardador en este proceso.

Los rodales coetáneos de 70 a 80 años se hacen susceptibles a caída de individuos por efectos de vientos del este. *N. dombeyi*, de raíces superficiales y con los grandes individuos más viejos emergentes, es la especie que principalmente experimenta estas caídas, mientras que *A. chilensis*, resistente al viento, rara vez cae. Por lo tanto, se produce un aumento de la dominancia relativa de *A. chilensis* (Veblen y Lorenz, 1987). En los rodales más viejos (158 años), la estructura de los rodales sugiere que ocurre una regeneración por claros tanto de *N. dombeyi* como de *A. chilensis* (Figura 11.46).

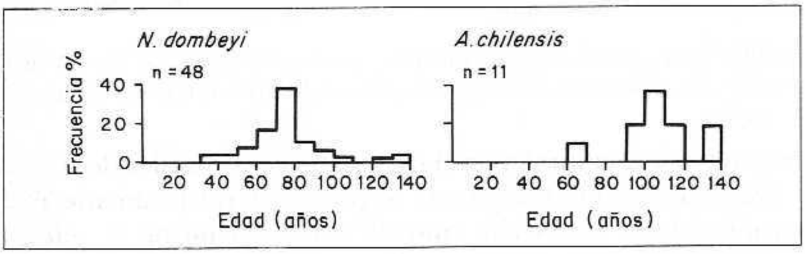


Figura 11.46. – *Distribuciones de frecuencia de edades de un rodal mixto de* N. dombeyi-A. chilensis *de 158 años de edad, que sugieren una dinámica de claros en el bosque (Según Veblen y Lorenz, 1987).*

N. antarctica suele actuar como una especie pionera después de la destrucción de rodales mixtos de *N. dombeyi-A. chilensis* por efectos de incendio (Veblen y Lorenz, 1987).

En algunos lugares, la explotación forestal o la quema, seguidas por pastoreo de ganado vacuno, han permitido la invasión en esas áreas forestales, por especies de la estepa, hecho que explicaría una de las observaciones hechas por Kalela (1941) para establecer su hipótesis (Veblen y Lorenz, 1988).

La regeneración y establecimiento de *A. chilensis* y su progresión hacia la estepa es demostrada por una interesante serie de fotografías de finales del siglo pasado y principios del presente siglo confrontadas con fotografías de los mismos sitios obtenidas por Veblen y Lorenz (1988).

En conjunto con los antecedentes señalados, las nuevas evidencias de perfiles de polen obtenidos en la región dominada por *A. chilensis* en el ecotono hacia la estepa, muestran también que no se expande la estepa hacia el oeste como lo sugiere Kalela (1941), sino que por el contrario, los árboles han invadido la estepa, como consecuencia del cese de los incendios forestales provocados por el hombre (Veblen y Markgraf, 1988).

La regeneración de *A. chilensis* y *N. dombeyi* puede ser seriamente impedida en los claros formados por caída de árboles en los viejos bosques coetáneos en que hay presencia de ciervo rojo *(Cervus elaphus)* y ciervo dama *(Dama dama)* (Veblen *et al.*, 1989).

CAPÍTULO XII

ANTECEDENTES SOBRE LA DINÁMICA DE LOS BOSQUES DEL TIPO FORESTAL SIEMPREVERDE

1. **Descripción general**

Desde el punto de vista de la diversidad florística y de la variabilidad de comunidades, el tipo forestal siempreverde es el equivalente, en condiciones de alta humedad y de temperaturas más bajas, del tipo forestal esclerófilo. El tipo forestal siempreverde está constituido por una gran variedad de comunidades que tienen como características comunes:

— la dominancia por un número variable de especies siempreverdes, entre las cuales también se encuentran coníferas podocarpáceas; y

— la ocurrencia bajo un clima de altas precipitaciones pluviales y gran humedad durante todo el año.

Schmithüsen (1953) identifica a estos bosques, en conjunto con los del tipo forestal Coigüe de Magallanes con el nombre de "bosques pluviales siempreverdes de la zona templada". En forma similar Hueck (1978) denomina al conjunto de estos dos tipos forestales, "región de los bosques patagónicos y magallánicos siempreverdes". Pisano (1954) y Fuenzalida (1965) ubican a estos bosques, por supuesto, en la zona biogeográfica hidromórfica, considerando tipos de asociaciones o comunidades en que se encuentran estos bosques siempreverdes. Ellas son los "ñadis", la "selva valdiviana de la costa", y la "selva de Chiloé". En la selva valdiviana costera incluyen los autores a los bosques con *N. dombeyi, N. obliqua* y *N. alpina,* que se ubican en las laderas orientales y corresponden más bien a los tipos forestales Coigüe-Raulí-Tepa o Roble-Raulí-Coigüe. Como selva de Chiloé entienden a los bosques siempreverdes ubicados al sur del Lago Rupanco por la Cordillera de los Andes, y del río Maullín por la de la Costa, hasta el sur de la Isla de Chiloé. Esto significa que dejan fuera de lo que hoy se conoce como tipo forestal siempreverde a los bosques ubicados al sur de la Isla de Chiloé.

La clasificación fisionómica-ecológica de los tipos forestales del sur de Chile (Veblen y Schlegel, 1982), ubica a los bosques del tipo forestal siempreverde, en los grupos de pluviselvas latifoliadas, de clima templado, preponderantemente sin coníferas y de pluviselvas latifoliadas de clima templado con coníferas.

La clasificación preliminar del bosque nativo de Chile (Yudelevich *et al.*, 1965) se refiere al tipo forestal siempreverde principalmente como tipo forestal valdiviano, al que sin embargo, restringe por la costa hasta el sur en la Isla de Chiloé, extendiéndolo, en cambio, por los Andes hasta el río Baker en Aysén. Lo que identifican como tipo forestal Chilote se refiere a bosques siempreverdes ubicados en sitios de mal drenaje en terrenos planos, lo que puede corresponder a ñadis.

El tipo forestal siempreverde como se le conoce hoy, está definido en la tipología forestal actual (Donoso, 1981 b) en función de su composición multiespecífica constituida por especies parennifolias que crecen mezcladas en muy diferentes combinaciones. Como la condición de siempreverde puede encontrarse en muchas comunidades forestales, es importante destacar que se trata de siempreverdes predominantemente latifoliadas, lo que excluye a los tipos forestales dominados por Coníferas. Esta condición de siempreverde se encuentra también en los bosques más australes dominados por *Nothofagus betuloides*, y en ubicaciones especiales en quebradas y cercanías de cursos de agua en el ámbito de los tipos forestales de la región mediterránea. Esto último señala que es importante destacar la ubicación geográfica como un factor relevante para identificar a una comunidad forestal dentro del tipo siempreverde. Así por ejemplo, si se encuentra un bosquete constituido, en el dosel superior, por *Laurelia sempervirens, Aextoxicon punctatum, Persea lingue, Nothofagus dombeyi, Podocarpus saligna* y *Drimys winteri* en la precordillera de Linares (paralelo 36° sur), no podrá identificarse como perteneciente al tipo forestal siempreverde, sino al subtipo bosques higrófitos de quebradas, dentro del tipo forestal Roble-Hualo.

De este modo, debe entenderse como tipo forestal siempreverde a aquel que cumple con las características señaladas y que se extiende desde los 40°30' hasta los 47° sur, y por debajo de los 1.000 msnm en la Cordillera de los Andes, desde los 38°30' hasta los 47° sur aproximadamente en la Cordillera de la Costa, particularmente en sus laderas occidentales; y en áreas planas y de mal drenaje del Llano Central al sur de los 40° lat. sur (Figura 12.1).

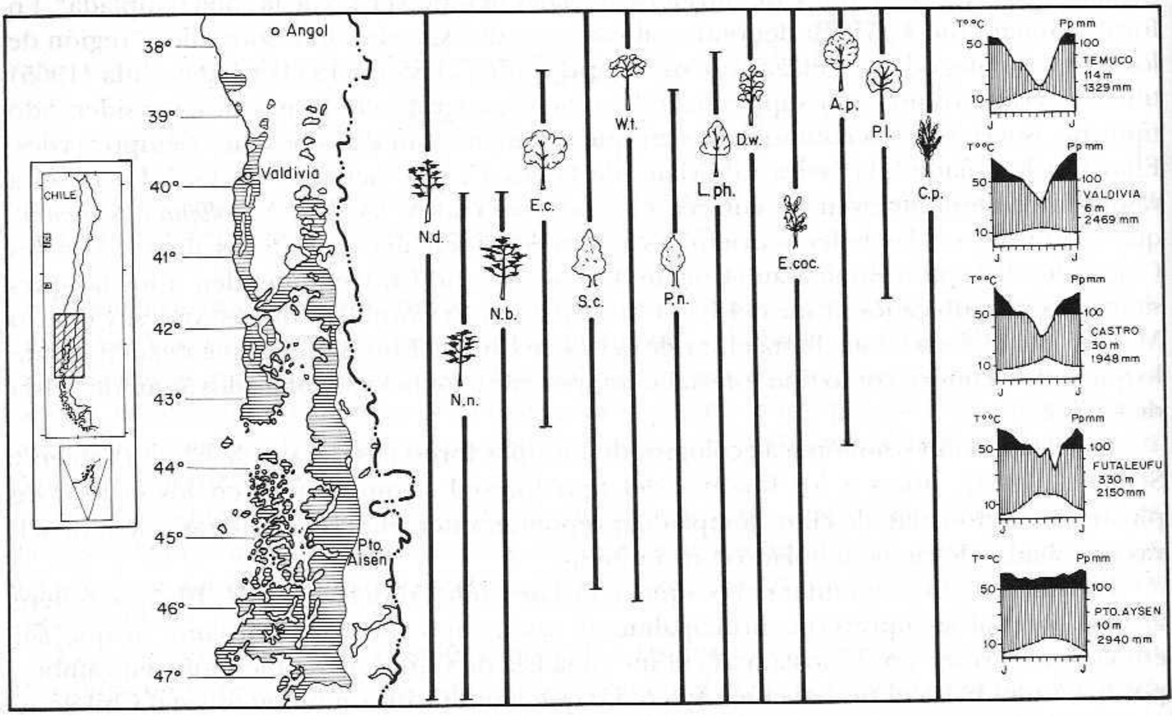


Figura 12.1. – *Mapa de distribución general del tipo forestal siempreverde, rango latitudinal de las principales especies forestales componentes y variación climática a través de diagramas ombrotérmicos (N.d.=* Nothofagus dombeyi, *N.n.=* Nothofagus nitida, *N.b.=* Nothofagus betuloides, *E.c.=* Eucryphia cordifolia, *W.t.=* Weinmannia trichosperma, *L.ph.=* Laurelia philippiana, *D.w.=* Drimys winteri, *A.p.=* Aextoxicon punctatum, *P.l.=* Persea lingue, *S.c.=* Saxegothaea conspicua, *P.n.=* Podocarpus nubigena, *E.coc.=* Embothrium coccineum *y C.p.=* Caldcluvia paniculata. *(Donoso, 1990 b).*

En Chile se necesita con urgencia un catastro de la vegetación forestal que determine las verdaderas superficies que abarcan hoy los tipos forestales nativos que han sido fuertemente disminuidos por la transformación de grandes superficies a bosques plantados con exóticas, especialmente *Pinus radiata* y hoy, con gran impulso, *Eucalyptus globulus*. Por no existir una clara información actualizada, las cifras son discutibles y variadas. Una estimación basada en datos de INFOR-CORFO (1984) y de Sierra *et al.* (1980), que incluye bosques comerciales y de protección da una cifra de 4.349.388 hectáreas, lo que representa una proporción muy importante de los bosques templado-lluviosos costeros de Chile y del mundo (Figura 8.2).

De acuerdo con Weigand *et al.* (1991), estos bosques, junto con los del noroeste de América del Norte, son los más extensos bosques remanentes inalterados de este tipo. Lamentablemente, si no se toman pronto medidas a nivel nacional en Chile y, a nivel internacional, este estado de cosas va a pasar a ser sólo historia en poco tiempo, pues gran parte de estos bosques en la distribución norte costera del tipo forestal siempreverde han pasado ya a constituir extensas plantaciones de *P. radiata* (Figura 12.1). Lo mismo está ocurriendo en los últimos años en la Cordillera Costera de Valdivia, donde hoy se agregan a unas 80.000 hectáreas de plantaciones de *P. radiata* una superficie cercana a unas 1.000 hectáreas, con la pretensión de ser 20.000 en los próximos 10 años, plantadas con *E. globulus* a costa de bosques nativos alterados o intocados del tipo siempreverde. Mayor superficie aun ha sido destruida y plantada con *E. globulus* en las áreas cubiertas por bosques siempreverdes en diferentes estados en las cercanías de Puerto Montt (41°30' Lat. sur).

La amplia distribución del tipo forestal a lo largo prácticamente de 9 grados de latitud, indica que tendrá que producirse una fuerte variación en el clima, la que es especialmente marcada en el factor precipitación, que fluctúa desde 1.300 mm con marcada disminución estival en el límite norte hasta 3.000 mm, con ninguna disminución estival en el sur y con precipitaciones frecuentemente cercanas o mayores de 5.000 mm en muchos puntos en las laderas de ambas cordilleras, donde se hace sentir el efecto de biombo climático (Araya, 1982; Gutiérrez, 1984; Donoso, 1989b) (Figura 12.1).

Del mismo modo se produce una importante variación en los sustratos y material de origen de los suelos a lo largo y ancho de la distribución del tipo forestal, encontrándose suelos metamórficos en la Cordillera de la Costa, suelos de mal drenaje (ñadis) en el Llano Central, trumaos en las precordilleras, material volcánico reciente en la Cordillera andina, materia orgánica sobre roca granítica y sobre cenizas volcánicas y depósitos de glaciares en las islas y sector continental más austral de la distribución (Figura 12.2) (Holdgate, 1961; Seki, 1974; Donoso, 1981b, 1989b).

Evidentemente la variación ambiental señalada determinada una diversidad florística, representada por una gran cantidad de especies forestales que responden al gradiente medioambiental latitudinal con distintos rangos de tolerancia, que se reflejan en la distribución particular de cada especie (Figura 12.1). A ello se suma la variación altitudinal de la distribución de las especies, que responden a un gradiente medioambiental que se produce en los distintos factores, como monto de precipitación, temperatura, viento, profundidad del suelo, material de origen, drenaje, etc. A lo largo de esos gradientes se distribuyen las especies según sus requerimientos y rangos de tolerancia particulares (Figura 12.3, Tabla 12.1 y Figura 3.23).

Todas estas variaciones significan naturalmente distintas mezclas de especies y gran complejidad, la que se acentúa aún más si se agregan la puesta en contacto, y desarrollo de comunidades ecotonales consecuente, con los tipos forestales Roble-Raulí-Coigüe, Coigüe-Raulí-Tepa, Alerce, Ciprés de las Guaitecas y Lenga (Figura 12.2). Se puede sumar todavía

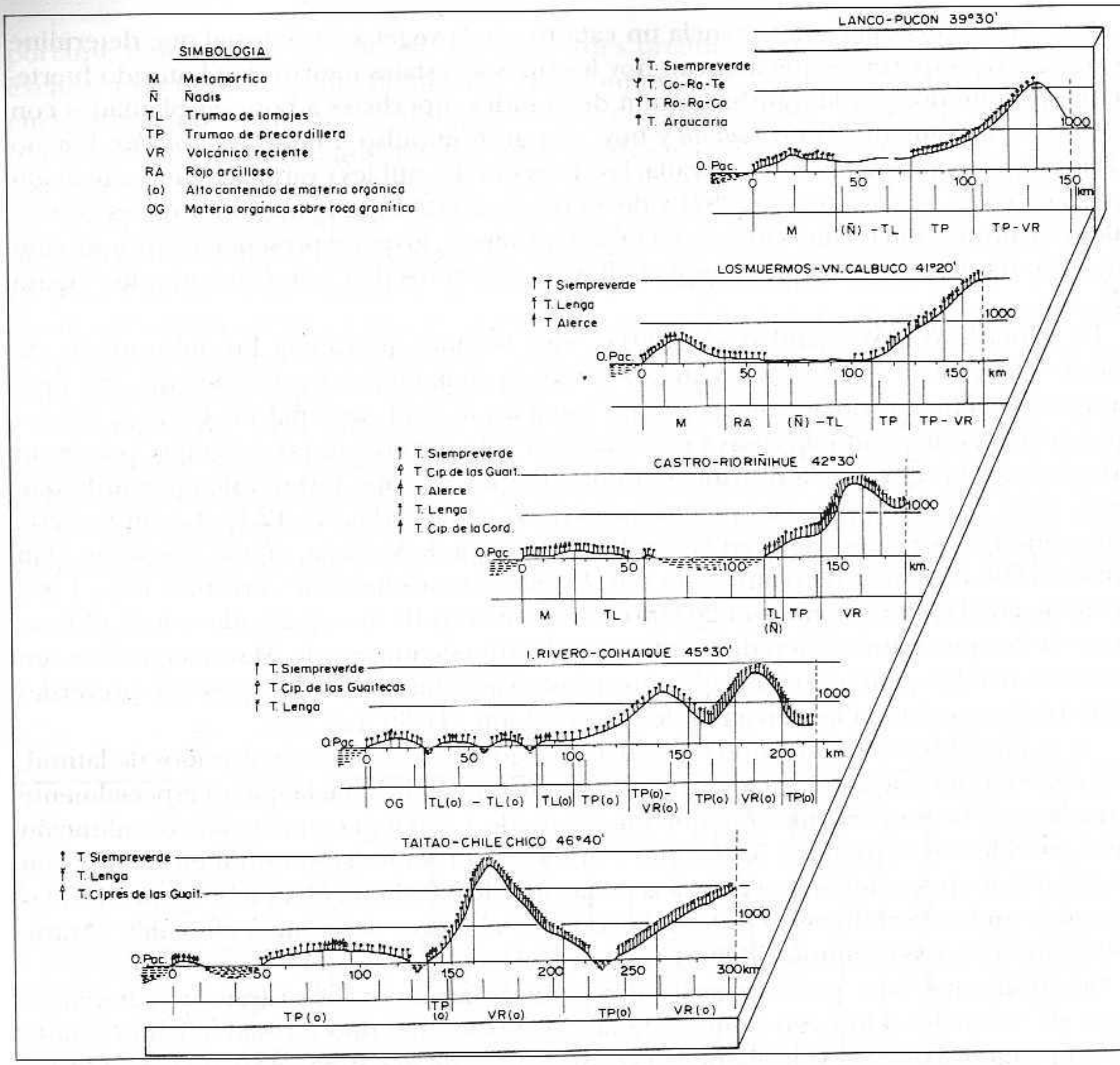

SIMBOLOGIA
M Metamórfico
Ñ Ñadis
TL Trumao de lomajes
TP Trumao de precordillera
VR Volcánico reciente
RA Rojo arcilloso
(o) Alto contenido de materia orgánica
OG Materia orgánica sobre roca granítica
LANCO-PUCON 39°30'
T. Siempreverde
T. Co-Ro-Te
T. Ro-Ro-Co
T. Araucaria
O. Pac.
0
50
100
150
km
1000
M
(Ñ) -TL
TP
TP-VR
LOS MUERMOS-VN. CALBUCO 41°20'
T Siempreverde
T. Lenga
T Alerce
O.Pac.
0
50
100
150
km
1000
M
RA
(Ñ) -TL
TP
TP- VR
CASTRO-RIO RIÑIHUE 42°30'
T. Siempreverde
T. Cip. de las Guait.
T. Alerce
T. Lenga
T. Cip. de la Cord.
O.Pac.
0
50
100
150
km.
1000
M
TL
TL (Ñ)
TP
VR
I. RIVERO-COIHAIQUE 45°30'
T. Siempreverde
T. Cip. de las Guaitecas
T. Lenga
O.Pac.
0
50
100
150
200
km
1000
OG
TL(o) - TL(o)
TL(o)
TP(o)
TP(o)- VR(o)
TP(o)
VR(o)
TP(o)
TAITAO-CHILE CHICO 46°40'
T. Siempreverde
T. Lenga
T. Ciprés de las Guait.
O.Pac.
0
50
100
150
200
250
300km
1000
TP(o)
TP (o)
VR(o)
TP(o)
VR(o)

Figura 12.2. – *Secuencia de perfiles transversales que muestran la distribución latitudinal, longitudinal y altitudinal del tipo forestal siempreverde y la variación topográfica y de sustratos y material formador sobre los que se desarolla el suelo (Donoso, 1989b).*

a esta diversidad, aquella propia de un estado intermedio y arbustivo riquísimo, uno herbáceo más pobre y muchas trepadoras y epífitos (Pisano, 1950; Holdgate, 1961; Godley y Moor, 1973; Riveros y Alberdi, 1978; Urzúa *et al.*, 1980; Donoso, 1981b, Veblen *et al.*, 1981; Veblen y Schlegel, 1982; Veblen *et al.*, 1983; Donoso *et al.*, 1984; Donoso *et al.*, 1985; Martínez, 1985; Veblen, 1985b; Armesto y Figueroa, 1987; Armesto y Fuentes, 1988; Armesto y Rozzi, 1989; Le Quesne y Mayer, 1990; Innes, en prensa).

La gran diversidad de los bosques siempreverdes ha hecho que se intente una división de ellos en cinco subtipos (Donoso, 1981b): a) Ñadis, b) Olivillo costero, c) Siempreverde con intolerantes emergentes, d) Siempreverde de Tolerantes, e) Renovales de Canelo.

Sin duda que la variabilidad mostrada, los distintos niveles de alteración y las consiguientes distintas etapas de desarrollo o etapas sucesionales en que se encuentran los bosques podrán dar origen a nuevos subtipos. Ello puede ser la consecuencia de mayor conocimiento

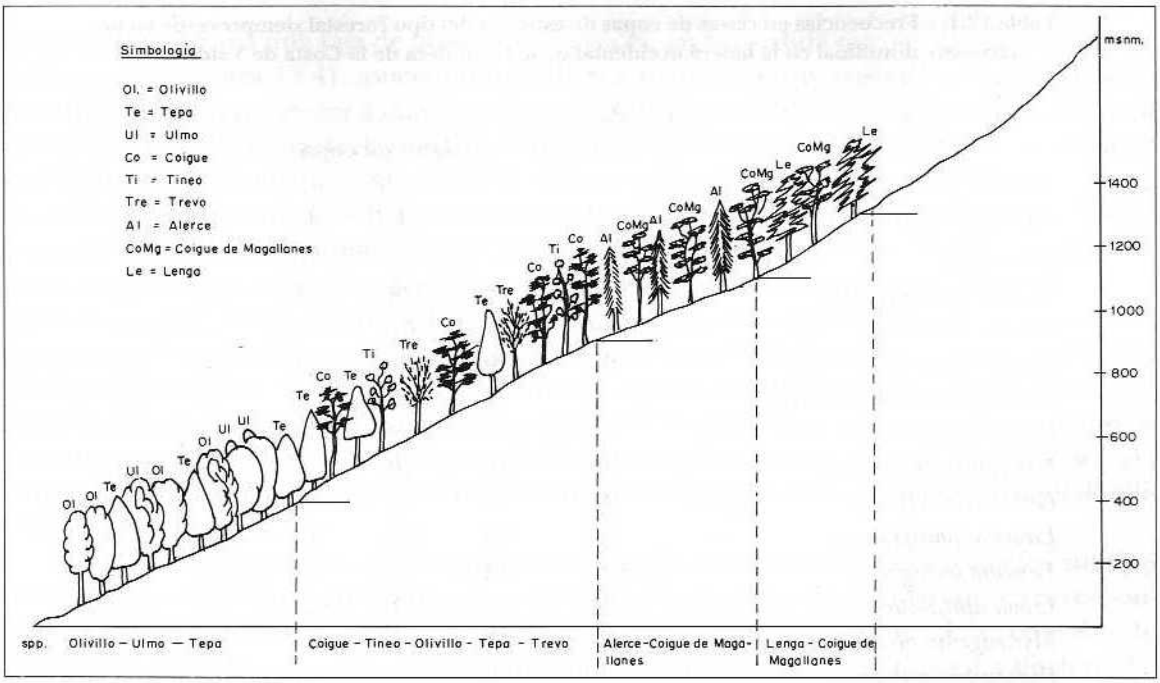

Simbologia
Ol. = Olivillo
Te = Tepa
Ul = Ulmo
Co = Coigue
Ti = Tineo
Tre = Trevo
Al = Alerce
CoMg = Coigue de Magallones
Le = Lenga
msnm.
1400
1200
1000
800
600
400
200
spp. Olivillo – Ulmo — Tepa
Coigue – Tineo – Olivillo – Tepa – Trevo
Alerce-Coigue de Magallones
Lenga – Coigue de Magallones

Figura 12.3. – *Perfil transversal mostrando la distribución altitudinal de las especies componentes del tipo forestal siempreverde en la vertiente occidental de la Cordillera de los Andes de Llanquihue (modificado de Donoso 1989b y Araya 1982).*

de este tipo forestal a futuro; pero, en general, salvo diferencias fundamentales en el medio ambiente, que determinen subtipos claramente diferentes y otros que pudieran aparecer, constituyen sólo distintas etapas de la dinámica sucesional que opera en estos bosques en diferentes latitudes, altitudes y sustratos. Salvo que se trate de casos muy extensos e importantes, como es el de los renovales de Canelo, no parece adecuado distinguir otros tipos forestales que correspondan sólo a parte de un proceso sucesional.

Los bosques de ñadi corresponden a una condición particular de sustrato que se extiende en el Llano Central entre Valdivia y Puerto Montt-Pargua y en partes de Chiloé, y que consiste en el desarrollo de un duripán de óxidos de fierro (fierrillo) a poca profundidad, lo que origina un suelo poco profundo, de drenaje impedido y alta acidez. Por ello durante gran parte del año se encuentra saturado y si ocurren períodos muy secos se deseca con facilidad en la superficie. Las especies que crecen en estos ñadis deben adaptarse a estas condiciones disminuyendo sus crecimientos y sus tamaños. Una caracterización de estos bosques en la X Región de Chile, a través de inventario, se encuentra en Urzúa *et al.* (1980). Otros antecedentes incluyendo suelos y variación de la vegetación según la microtopografía en Chiloé se encuentra en Holdgate (1961). Este subtipo está frecuentemente alterado por extracción de leña y ramoneo de ganado, así como por incendios forestales. En la década de 1980 han sido también atacados y aun eliminados para ser usados como astillas para celulosa de fibra corta. Las especies que predominantemente forman estos bosques son *Drimys winteri, Nothofagus nitida, Laurelia philippiana, Eucryphia cordifolia, Weinmannia trichosperma, Podocarpus nubigena, Saxegothaea conspicua* y *Amomyrtus luma.*

La especie *Aextoxicon punctatum*, Olivillo, más termófila que las demás especies del tipo forestal, crece con más vigor cerca de las grandes masas de agua y resiste bien la salinidad.

Tabla 12.1. – Frecuencias en clases de copas de especies del tipo forestal siempreverde en un transecto altitudinal en la ladera occidental de la Cordillera de la Costa de Valdivia.

Altitud y especies	Clases de copa					
	B	S	I	C	D	E
260 msnm						
Aextoxicon punctatum	41	10	38	8	29	8
Amomyrtus luma	299	50	61	—	—	—
Amomyrtus meli	61	9	31	1	—	—
Dasyphyllum diacanthoides	6	4	10	3	3	—
Drimys winteri	4	—	2	—	1	—
Eucryphia cordifolia	40	10	10	—	8	19
Gevuina avellana	25	3	6	—	—	—
Laurelia philippiana	60	30	56	13	10	—
Lomatia ferruginea	129	13	16	1	—	—
Luma apiculata	4	—	1	—	—	—
Myrceugenia planipes	38	11	5	—	—	—
Podocarpus nubigena	1	3	1	1	—	—
Weinmannia trichosperma	—	—	1	—	1	1
560 msnm						
Aextoxicon punctatum	6	2	3	1	8	1
Amomyrtus luma	23	2	15	11	15	—
Amomyrtus meli	—	—	—	—	2	—
Dasyphyllum diacanthoides	36	12	2	1	4	—
Drimys winteri	15	1	1	—	—	—
Eucryphia cordifolia	27	—	2	4	2	12
Laurelia philippiana	43	10	18	5	19	2
Lomatia ferruginea	36	5	2	—	—	—
Myrceugenia planipes	26	5	6	—	—	—
Podocarpus nubigena	—	—	1	—	—	—
Saxegothaea conspicua	—	—	1	—	2	—
Weinmannia trichosperma	—	—	—	—	1	2
660 msnm						
Amomyrtus luma	53	15	30	6	10	—
Amomyrtus meli	4	—	8	2	8	—
Dasyphyllum diacanthoides	70	8	1	2	9	—
Drimys winteri	81	21	21	2	1	—
Eucryphia cordifolia	1	—	—	1	—	1
Gevuina avellana	110	16	9	6	2	—
Laurelia philippiana	12	2	—	5	46	—
Lomatia ferruginea	387	20	10	1	1	—
Podocarpus nubigena	17	10	7	5	7	—
Saxegothaea conspicua	45	9	14	15	32	2

Fuente: Veblen *et al.* (1981).

B= brinzales; S= suprimidos; I= intermedios; C= codominantes; D= dominantes; E= emergentes.

Por esa razón forma una faja de bosque que a veces, en la medida que se acerca más al mar, es casi puro (Figura 12.4), asociándose cada vez más con otras especies a medida que se asciende, hasta desaparecer a mayores alturas (600 m aproximadamente) en el tipo forestal siempreverde. El bosque de *A. punctatum* en el borde costero es casi 100% puro, como ocurre en la Isla de Chiloé, mientras que en la Cordillera costera de Valdivia, ya a los 60 msnm ocupa un 40% del número de árboles y un 55% del área basal por hectárea, en tanto que el resto es ocupado por *L. philippiana, E. cordifolia, D. winteri* y *Mirtáceas* (Ardiles y Maldonado, 1978). A los 260 msnm ya *A. punctatum* representa sólo un 8% o menos y desaparece sobre los 600 m (Veblen *et al.*, 1981) (Tabla 12.1). Hacia la distribución septentrional del tipo forestal, bosques de *Peumus boldus* remplazan a *A. punctatum* cerca de la playa, como en la Isla Mocha (Le Quesne y Meyer, 1990) (Figura 12.4). Los bosquetes de Olivillo costero llegan por el sur hasta las islas inmediatamente al sur de la Isla de Chiloé. Bosques puros de *A. punctatum* se encuentran también a orillas de los lagos del sur de Chile, constituyendo en ese caso una etapa sucesional muy avanzada de los remanentes originales del tipo forestal Roble-Raulí-Coigüe (Figura 12.5).

Los otros tres subtipos de bosques identificados como renovales de Canelo, subtipo siempreverde con intolerantes emergentes y subtipo siempreverde de tolerantes, corresponden estrictamente a etapas sucesionales en la dinámica de estos bosques. Los renovales de *Drimys winteri* son bosques de segundo crecimiento dominados por esa especie y de densidades muy altas (8.000 a 20.000 árboles por hectárea), que se originan como consecuencia de

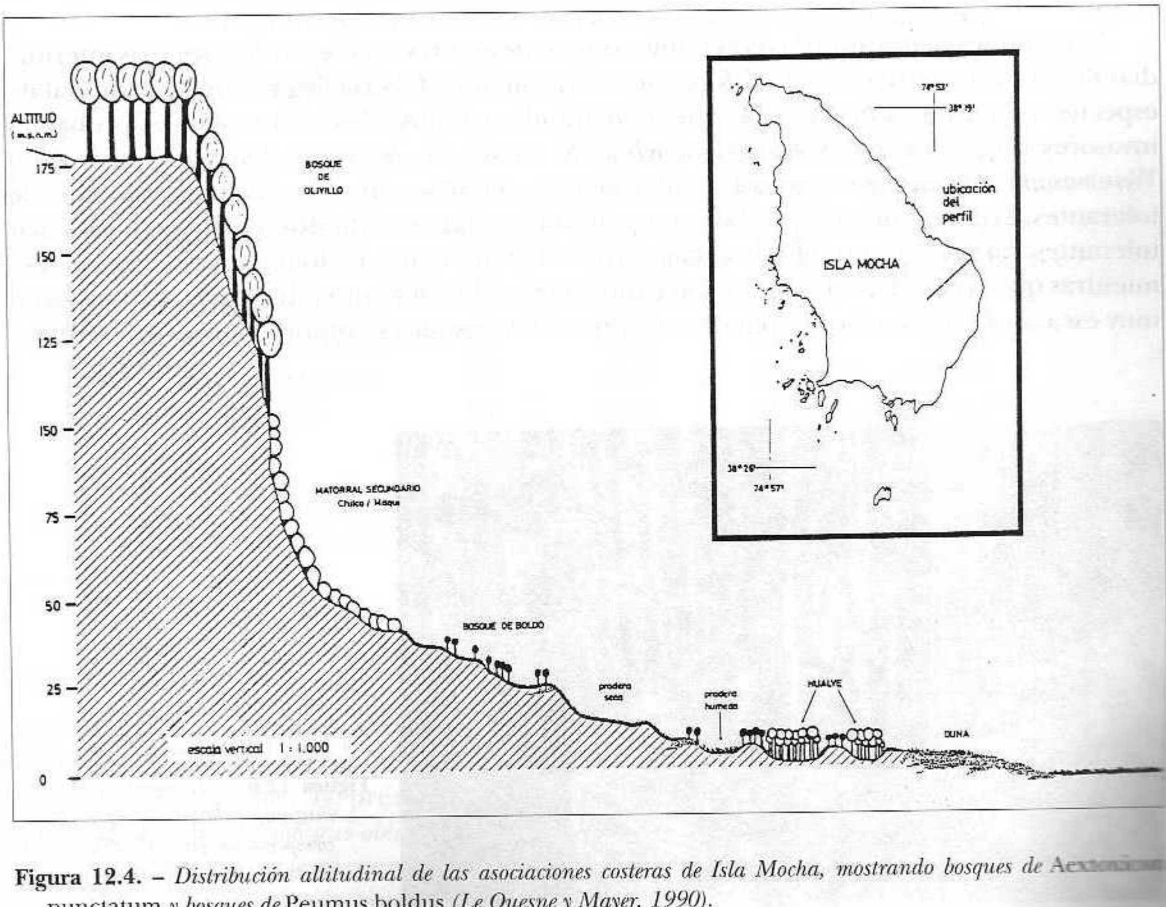

ALTITUD
(m.s.n.m.)
175
150
125
150
75
50
25
0
BOSQUE
DE
OLIVILLO
MATORRAL SECUNDARIO
Chilco / Maqui
BOSQUE DE BOLDO
pradera
seca
pradera
humeda
HUALVE
DUNA
escala vertical 1 : 1.000
74° 53'
38° 19'
ubicación
del
perfil
ISLA MOCHA
38° 29'
74° 57'

Figura 12.4. – *Distribución altitudinal de las asociaciones costeras de Isla Mocha, mostrando bosques de* Aextoxicon punctatum *y bosques de* Peumus boldus *(Le Quesne y Mayer, 1990).*

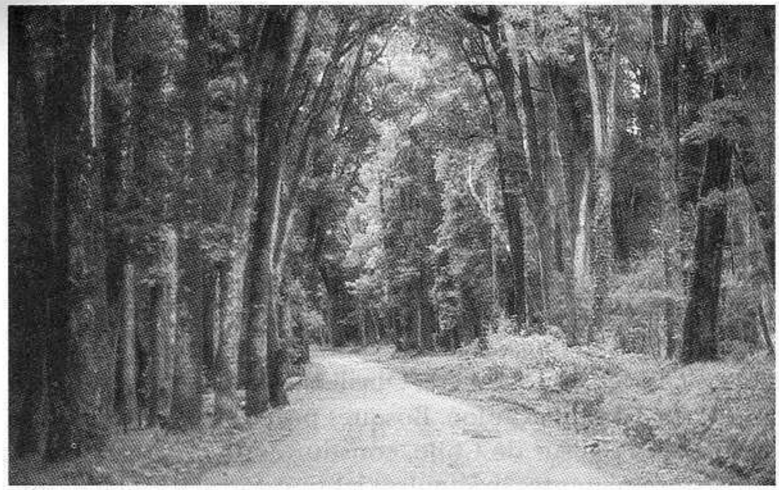


Figura 12.5 – *Bosques de* Aextoxicon punctatum *casi puro, con algo de* Laurelia sempervirens *y* Persea lingue, *en las riberas del Lago Ranco (Foto del autor tomada en 1983).*

destrucción del bosque original, lo que ha ocurrido generalmente por talas rasas o incendios forestales. A medida que estos renovales maduran se van incorporando a ellos las otras especies del tipo forestal según la latitud, altitud y condiciones del sustrato en que se encuentra, hasta transformarse en uno de los otros dos subtipos (Figura 12.6).

Los renovales de Canelo también se desarrollan en el tipo forestal Alerce, y en conjunto en la X Región, cubren una superficie estimada de 248.981 hectáreas (Lira, 1975; Corvalán, 1986).

Los bosques siempreverdes con intolerantes emergentes corresponden a etapas intermedias de un proceso sucesional clásico, que, teóricamente, debería llegar a una etapa final de especies tolerantes. Se trata de bosques con grandes y viejos árboles emergentes, probables invasores originales, de *Nothofagus dombeyi, N. nitida, N. betuloides, Eucryphia cordifolia* o *Weinmannia trichosperma,* que sobresalen algunos metros sobre un dosel dominante de tolerantes. Eventualmente, estos bosques podrían quedar constituidos sólo por especies más tolerantes capaces de establecerse bajo el dosel dominante, codominante e intermedio, mientras que las intolerantes no tienen éxito en el establecimiento y desaparecen o se hacen muy escasas. En estos casos se pueden encontrar los bosques siempreverdes de tolerantes.

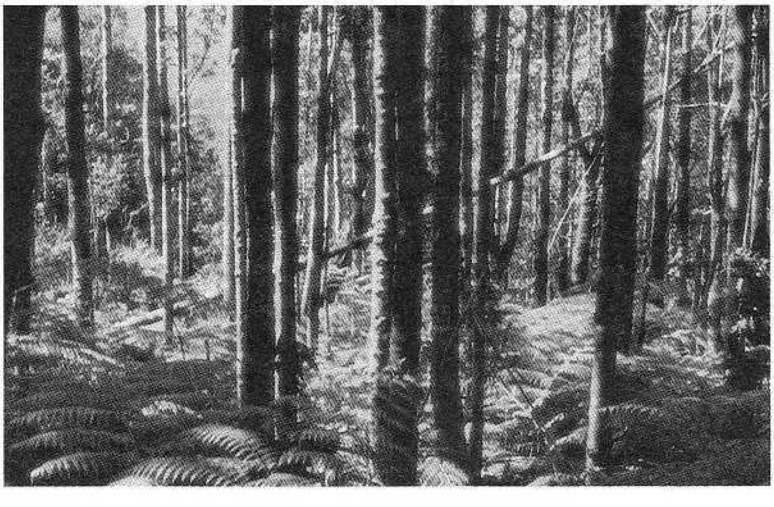


Figura 12.6. – *Renoval de* Drimys winteri, *subtipo del tipo forestal siempreverde, en la Cordillera de la Costa de Valdivia. (Fotografía tomada por C. Navarro en 1990).*

En conjunto estas situaciones de distintos subtipos, particularmente los tres últimos, pueden constituir un mosaico de etapas sucesionales en el tipo forestal siempreverde (Figura 3.22). Este mosaico se puede complicar mucho si se agregan a él estados de desarrollo diferentes derivados de alteraciones provocadas por el hombre mediante distintos niveles de extracción.

Hacia el extremo sur de la distribución del tipo forestal varias especies encuentran sus límites sur de distribución y las comunidades se simplifican. Así por ejemplo, los bosques del Parque Nacional Queulat y de sus cercanías están constituidos generalmente por alguna de las tres especies siempreverdes de *Nothofagus* o una combinación entre ellas, por *Weinmannia trichosperma, Laurelia philippiana, Drimys winteri, Podocarpus nubigena, Embothrium coccineum* y *Caldcluvia paniculata.* En algunas áreas se encuentran incluso bosques casi puros de *Laurelia philippiana.* En algunas islas son comunes las asociaciones de *N. nitida, D. winteri, P. nubigena* y *L. philippiana* y en el litoral de Aysén se encuentran bosques de *N. nitida, L. philippiana* y *D. winteri* (Tabla 12.2) (Real y Sandoval, 1983; Grez *et al.*, 1982) (Figura 12.7). Innes (en prensa), describe bosques en la Península de Taitao, límite sur del tipo forestal, dominados por *N. nitida* y *P. nubigena* con el 60% del número de árboles entre ambas. Aparecen con menos frecuencia *D. winteri, W. trichosperma, L. philippiana, E. coccineum* y *C. paniculata,* dentro de un total de 688 árboles por hectárea.

Tabla 12.2. – Tabla de rodal y existencias de bosques del tipo forestal siempreverde característicos de las Islas y litoral de Aysén entre los 45° y los 46° Lat. sur

Especie	N/ha	AB/ha (m^2/ha)	Volumen bruto m^3/ha	Volumen aserrable p.m./ha
Nothofagus nitida	114	30,31	11,48	472,203
Drimys winteri	162	13,51	74,57	401,95
Podocarpus nubigena	66	4,80	23,37	163,44
Caldcluvia paniculata	35	1,24	4,77	0,00
Laurelia philippiana	84	9,12	44,95	179,20
Otras especies	39	5,38	21,58	89,46
Total	500	64,34	280,72	1.306,25

Fuente: Grez *et al.* (1982).

Otras = *Weinmannia trichosperma, Amomyrtus luma, Embothrium coccineum, Lomatia ferruginea.*

Dinámica

Quizás el primer estudio sobre regeneración de este tipo de bosque es aquel realizado por Pisano (1950) en las cercanías de Puerto Octay, en la X Región. Se trata de un bosque siempreverde, que por la presencia de *Laurelia sempervirens* y por la ocurrencia en las proximidades de *Nothofagus obliqua* y *Persea lingue,* podría interpretarse como una situación de transición entre un remanente original del Llano Central (tipo forestal Roble-Raulí-Coigüe) y el tipo siempreverde auténtico (Tabla 12.3).

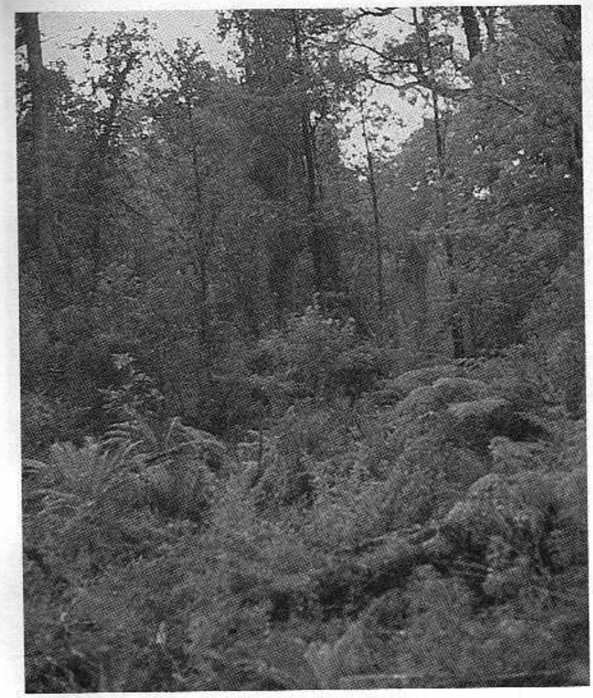


Figura 12.7. – *Interior del bosque siempreverde en las Islas y litoral de Aysén (Fotografía tomada por el autor en 1980).*

En ese entonces, Pisano dice que uno de los principales argumentos que se oponen a la introducción de métodos silvícolas para explotar el bosque nativo en forma continuada, es la creencia de los madereros de que el bosque cortado no se renueva naturalmente y que, en cambio, se cubre de malezas y *Chusquea quila*, haciendo imposible el establecimiento de las especies forestales. Esta idea subsiste hoy día en muchos sectores y es utilizada como argumento de muchas empresas forestales para talar los bosques y sustituirlos por plantaciones de exóticas. No sólo no se han escuchado las palabras de Pisano, sino que tampoco las de muchos otros que han venido clamando por que el bosque se maneje. Así es como se han talado y han sido sustituidas miles de hectáreas de estos bosques.

El estudio de regeneración realizado por Pisano (1950) entrega una abundante cantidad

Tabla 12.3. – Tabla de rodal considerando las especies más importantes en un bosque del Llano Central cercano a Puerto Octay en 1948 (Pisano 1950). Entre paréntesis diámetro medio en cm.

Especie	N° árboles/Ha	Área basal/Ha (m^2)
Aextoxicon punctatum	675	18,605
Drimys winteri	163	0,515
Eucryphia cordifolia	162	31,989
Laurelia sempervirens	175	48,364
Amomyrtus luma	400	0,665
Gevuina avellana	13	0,016
Total	1.738	100,154

Fuente: Pisano, 1950.

de plántulas (< 2,5 cm Dap) por hectárea de las siguientes especies arbóreas, después de una explotación selectiva:

Amomyrtus luma	= 47.750	*Luma apiculata* =	21.000
Laurelia sempervirens	= 20.250	*Aextoxicon punctatum* =	13.250
Gevuina avellana	= 13.000	*Persea lingue* =	500
Caldcluvia paniculata	= 250		

Además se encuentra regeneración medianamente abundante de *Chusquea quila* y de las especies menores *Rhaphythamnus spinosus, Desfontainea spinosa* y *Aristotelia chilensis.* Pisano (1950) sugiere que la escasez de *Ch. quila* demuestra que esta especie es sólo importante al principio de la sucesión y que luego desaparece por falta de luz. También sugiere que la falta de regeneración de *D. winteri* y *E. cordifolia* puede atribuirse a la relativa aridez desarrollada en este medio, en esta etapa de la sucesión. Concluye que, ni aun cuando el bosque se haya cortado totalmente, su reproducción natural se verá eliminada por el desarrollo de malezas arbustivas como *Ch. quila.*

La gran variabilidad ya descrita para el tipo forestal siempreverde en cuanto a su composición, estructura y medioambiente, debe ser consistente, con una variabilidad similar en mecanismos de regeneración y en los tipos de causas alogénicas que dan origen al inicio de procesos sucesionales. Particularmente en la Cordillera de los Andes se producen con frecuencia alteraciones derivadas de causas exógenas, naturales dentro del tipo forestal siempreverde. Ellas pueden ser de gran o mediana escala, como los deslizamientos de tierra generalmente de origen tectónico (Rosas, 1991), erupciones volcánicas que provocan destrucción de bosques por flujos de lava e incendios, retiradas y movimientos de glaciares que dejan áreas abiertas (Rabassa *et al.*, 1981; Veblen *et al.*, 1989a). De escala menor pueden ser tormentas de viento que producen quiebres y caídas de árboles por efectos multiplicadores en áreas de tamaño variable.

Han sido comunes a lo largo de la historia las alteraciones de variada magnitud derivadas de la acción humana, como son principalmente los incendios forestales y los diferentes tipos de corta, en especial tala rasa. Cuando en algún área dentro del tipo forestal siempreverde se produce algún fenómeno alogénico como los señalados se inicia un proceso sucesional que estará determinado por:

- La flora presente o cercana al área;
- Las características del hábitat y el tipo e intensidad del fenómeno;
- Las características ecológicas de las especies de la flora en relación con el hábitat producido por el fenómeno; y
- Las posibilidades de acceso al área alterada que tienen las especies, posibilidades que están ligadas a sus propiedades ecológicas y a los factores azar y tiempo transcurrido.

En áreas alteradas que dejan como sustrato material mineral de pH ácido, sin materia orgánica ni nitrógeno y con bajo contenido de calcio y alto de potasio, como son depósitos de material glacial y morrenas laterales y recesionales, por ejemplo, en el Glaciar Casa Pangue en el Volcán Tronador (Rabassa *et al.*, 1981; Veblen *et al.*, 1989a), *Nothofagus dombeyi,* si hay disponibilidad de semillas, actúa como el principal colonizador (Figura 10.28). El desarrollo de un renoval de esta especie sigue patrones similares a aquellos descritos para el tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa (Veblen y Ashton, 1978; Veblen *et al.*, 1981), en sectores donde han ocurrido deslizamientos de escorias y depositación de inundaciones. Con frecuencia, *N. dombeyi* continúa dominando en el tiempo en este tipo de hábitat debido a la alteración permanente derivada de la actividad del glaciar. Ello sucede así a pesar de la ocurrencia de rodales de especies tolerantes del tipo forestal siempreverde en las proximidades no afectadas por el glaciar (Veblen *et al.*, 1989a). Sin embargo otras especies pioneras también se establecen en el área. Destacan entre ellas *Weinmannia trichosperma, Eucryphia cordifolia, Embothrium coccineum, Lomatia ferruginea, Pseudopanax laetevirens, Amomyrtus luma* y *N. pumilio,* además de varias especies arbustivas, hierbas, enredaderas, helechos, líquenes y briófitas (Rabassa *et al.*, 1981; Veblen *et al.*, 1989a).

En el Ventisquero San Rafael, en el extremo sur de la distribución del tipo forestal (46°40' Lat. sur), Heusser (1964) describe en general la sucesión producida en superficies de diferentes edades del glaciar. En morrenas bien drenadas y en "outwash" las etapas iniciales son dominadas por *Gunnera magellanica* (con simbiontes fijadores de nitrógeno), *Pernettya mucronata* y varias compuestas. Después de 25 años ellas han dado paso a arbustos de *Pernettya, Baccharis spp.* y *Gunnera chilensis.* En ese momento inician su establecimiento como plántulas *Nothofagus nitida, N. betuloides* y *N. antarctica* y aproximadamente a los 75 años se tiene un bosque establecido dominado por *Nothofagus,* en el cual seguramente se pueden introducir algunas especies más tolerantes como *Podocarpus nubigena* y *Laurelia philippiana.*

En la Cordillera de los Andes al sur del Lago Ranco, los deslizamientos de tierra son frecuentes al igual que en la Cordillera andina de Panguipulli, pero con vegetación correspondiente al tipo forestal siempreverde. Ésta se caracteriza por grandes individuos emergentes de *N. dombeyi* y *E. cordifolia,* con un estrato dominante de *L. philippiana* y *Aextoxicon punctatum,* asociados con *Luma apiculata* y *Dasyphyllum diacanthoides* y numerosas especies menores arbustivas y herbáceas, en los doseles inferiores (Araya, 1982; Martínez, 1985; Rosas, 1991). En las áreas bajas más húmedas de los deslizamientos, se produce una invasión inicial de plantas herbáceas, muchas de ellas exóticas provenientes de semillas de las praderas del valle y especies típicamente colonizadoras como *Gunnera spp.* y *Coriaria ruscifolia.* Naturalmente el proceso de colonización es mucho más lento en los sectores con fuerte pendiente, los que generalmente ocurren en la parte superior del deslizamiento. Posteriormente se produce la invasión por especies colonizadoras, dominando en estos deslizamientos *E. cordifolia, E. coccineum, N. dombeyi, Caldcluvia paniculata* y *Aristotelia chilensis* como especies intolerantes en las áreas más abiertas. Bajo la protección de los bosques contiguos en los bordes del deslizamiento y aprovechando la sombra de los ya establecidos, pueden hacerlo también especies más tolerantes como *L. philippiana, A. punctatum, D. diacanthoides* y otras (Rosas, 1991) (Tabla 12.4).

El factor alogénico que ha operado más extensivamente sobre este tipo de bosques ha sido el antropogénico. La forma más común de operar ha sido la del "floreo" que hasta el día de hoy y bajo el amparo técnico del método de selección, pero sin aplicarlo realmente, se sigue utilizando. Mediante este método se extraen los individuos que interesan al propietario desde el punto de vista financiero, en porcentajes variables de extracción en volumen (Tabla 12.5) (Muñoz, 1980).

El estudio realizado por Muñoz (1980) muestra, a través de las tablas que se exponen como ejemplo, la forma de intervención del bosque de tipo "floreo" que ha sido tradicional y ha promovido el concepto de "bosques degradados" empleado comúnmente hoy, bajo la idea que son bosques sin valor económico y que no se pueden manejar, lo cual no es efectivo como lo demuestra la estructura de esos bosques intervenidos con diferentes grados de extracción y, muy particularmente, la regeneración que es abundante, aunque a veces se distribuye en forma heterogénea, agrupada. Estos bosques intervenidos se dejan en las condiciones en que quedan en el momento de la explotación y generalmente en ellos se introducen animales que afectan la regeneración. En muchos de ellos hay proliferación de *Chusquea sp.* La abundante regeneración de *N. nitida* en el ñadi muestra que esta especie es

Tabla 12.4. – Años en que aparecen las especies colonizadoras arbóreas, arbustivas y herbáceas en un deslizamiento ocurrido en 1979 en el Parque Nacional Puyehue, en la Cordillera de los Andes.

Especies/Año	1980	1981	1985	1986
Árboles				
Aextoxicon punctatum	—	—	—	x
Amomyrtus luma	—	—	—	x
Aristotelia chilensis	x	x	x	x
Caldcluvia paniculata	—	—	x	x
Drimys winteri	—	—	x	x
Embothrium coccineum	x	x	x	x
Eucryphia cordifolia	x	x	x	x
Lomatia ferruginea	—	—	—	x
Nothofagus dombeyi	—	—	—	x
Weinmannia trichosperma	—	—	x	x
Arbustos				
Corinabutilon vitifolium	x	x	x	x
Azara lanceolata	—	x	x	x
Buddleja globosa	x	—	x	x
Fuchsia magellanica	x	x	x	x
Ribes sp.	—	x	x	x
Chusquea quila	x	—	—	—
Hierbas				
Blechnum chilensis	x	—	x	x
Cerastium sp.	x	x	—	—
Cirsium vulgare	x	x	—	—
Urtica magellanica	x	x	—	—
Gunnera tinctoria	x	—	x	x
Solanum spp.	x	—	—	—
Uncinia ericacea	x	x	x	x

Fuente: C. Rozas, 1991.

relativamente tolerante, lo que se confirma por el hecho que también presenta regeneración en condiciones de extracción media y baja (Muñoz, 1980). Este autor concluye en su estudio que entre el 3 y el 40% de la regeneración corresponde a las especies de más valor maderero y que el elevado número de plantas de regeneración de otras especies y el cubrimiento intenso de *Chusquea sp.* (40 a 100%) que se produce entre los 10 y 20 años después de la intervención, indican que es fundamental manejar el bosque desde el principio, en los 10 primeros años después de la explotación, período en que las especies principales son más abundantes y es más fácil el control de los competidores.

En sectores del tipo forestal en que se han efectuado cortas a tala rasa, seguidas de quema, con el fin frecuentemente de introducir ganado y después han sido abandonados, surge generalmente un renoval de *Drimys winteri*, al parecer sobre la base de las semillas que se encontraban en latencia en el banco de semillas. Este renoval crece rápidamente transformándose en un bosque puro coetáneo en que, sin embargo, la curva de distribución de

Tabla 12.5. – Condiciones originales y posteriores a la explotación mediante floreo en a) Bosque siempreverde de tolerantes, b) Bosque siempreverde con intolerantes emergentes, c) Nadis, en la Isla de Chiloé. C/E= con explotación, S/E= sin explotación.

a) *Siempreverde de tolerantes.*
Años desde última explotación = 5 años
Grado de extracción = bajo
Nº/ha= 26,5; A. basal/ha= 25%; Vol/ha= 25,1%

	Nº/ha		AB/ha (m^2)		Vol/ha (m^3)		Regeneración	
Especie	S/E	C/E	S/E	C/E	S/E	C/E	C/E	%
Laurelia philippiana	220	190	50,3	46,2	255,61	230,6	11.667	(10,4)
Drimys winteri	110	100	9,9	9,6	36,8	95,2	26.667	(23,9)
Caldcluvia paniculata	90	30	13,6	2,24	56,2	6,5	—	—
Mirtáceas	70	40	3,8	0,13	16,03	—	71.667	(64,2)
Gevuina avellana	—	—	—	—	—	—	1.667	(1,5)
Total	490	360	77,6	58,17	363,64	272,3	111.667	—

b) *Siempreverde con intolerantes emergentes*
Años desde última explotación= 10 años
Grado de extracción = medio
N/ha= 15,5%; A.basal/ha 39,8%; Vol/ha= 42,5%

	Nº/ha		AB/ha (m^2)		Vol/ha (m^3)		Regeneración	
Especie	S/E	C/E	S/E	C/E	S/E	C/E	—	%
Weinmannia trichosperma	50	30	46,39	36,82	187,2	141,2	—	
Eucryphia cordifolia	20	10	18,42	5,15	74,0	27,3	1.667	(3,3)
Laurelia philippiana	160	100	16,21	2,58	94,64	19,28	10.000	(20)
Mirtáceas	460	440	16,64	11,84	49,26	45,10	8.333	(16,7)
Gevuina avellana	20	20	0,04	0,04	—	—	30.000	(60)
Total	710	600	93,7	56,43	406,18	232,88	50.000	—

Continuación Tabla 12.5

c) *Ñadi*
Años desde última explotación= 10 años
Grado de extracción = alto
N°/ha= 74,7%; A.basal/ha= 56,8%;
Vol/ha= 53,6%.

	N°/ha		AB/ha (m^2)		Vol/ha (m^3)		Regeneración	
Especie	S/E	C/E	S/E	C/E	S/E	C/E	—	%
Nothofagus nitida	110	100	8,1	3,33	29,2	12,2	38.333	(30)
Weinmannia trichosperma	30	20	7,87	3,1	31,83	8,33	8.333	(6,6)
Saxegothaea conspicua	170	100	18,35	4,7	50,35	17,31	8.333	(6,6)
Podocarpus nubigena	260	160	18,85	9,95	75,80	42,75	10.000	(7,9)
Mirtáceas	40	40	2,31	2,31	9,71	9,71	10.000	(7,9)
Drymis winteri	100	100	0,59	0,59	2,08	2,08	41.667	(32,95)
Caldcluvia paniculata	40	40	0,45	0,45	—	—	10.000	(8)
Total	750	560	56,52	24,43	198,97	92,38	126.667	—

Fuente: Muñoz, 1980.

diámetros es de tipo J inversa, lo que en realidad no indica multietaneidad sino que baja mortalidad en las clases diamétricas inferiores (Navarro, 1992) (Figura 12.8). La participación de *D. winteri* en estos renovales jóvenes es variable. Por ejemplo, en la Cordillera de la Costa de Valdivia puede alcanzar al 80%, correspondiendo el 20% restante a *Amomyrtus luma, A. meli, Luma apiculata, Embothrium coccineum* y *Ovidia pillo-pillo.* Bajo estos renovales existe una regeneración de escaso tamaño en el piso, la que se desarrollará vigorosamente una vez que en ellos se apliquen raleos. Destacan por su vigor *Laurelia philippiana* y *E. cordifolia* además de *A. luma.* También surgen *A. punctatum, G. avellana, L. apiculata, P. nubigena, S. conspicua, A. meli* y otras.

No siempre es *D. winteri* la especie colonizadora de áreas taladas y quemadas. Probablemente ello va a depender de la presencia y abundancia de otras especies en el área, del banco de semillas y de la disponibilidad de semillas de las diferentes especies en el año de la intervención y los próximos siguientes. En muchos casos *D. winteri* es un colonizador posterior a *N. nitida* como se aprecia en la Figura 12.8 b). Estos renovales evolucionarán posteriormente con el establecimiento de especies más tolerantes, como *P. nubigena, L. philippiana* y otras, que en definitiva darán origen a un bosque siempreverde con o sin intolerantes emergentes, según cuál haya sido su origen y el hábitat en que se desarrolla.

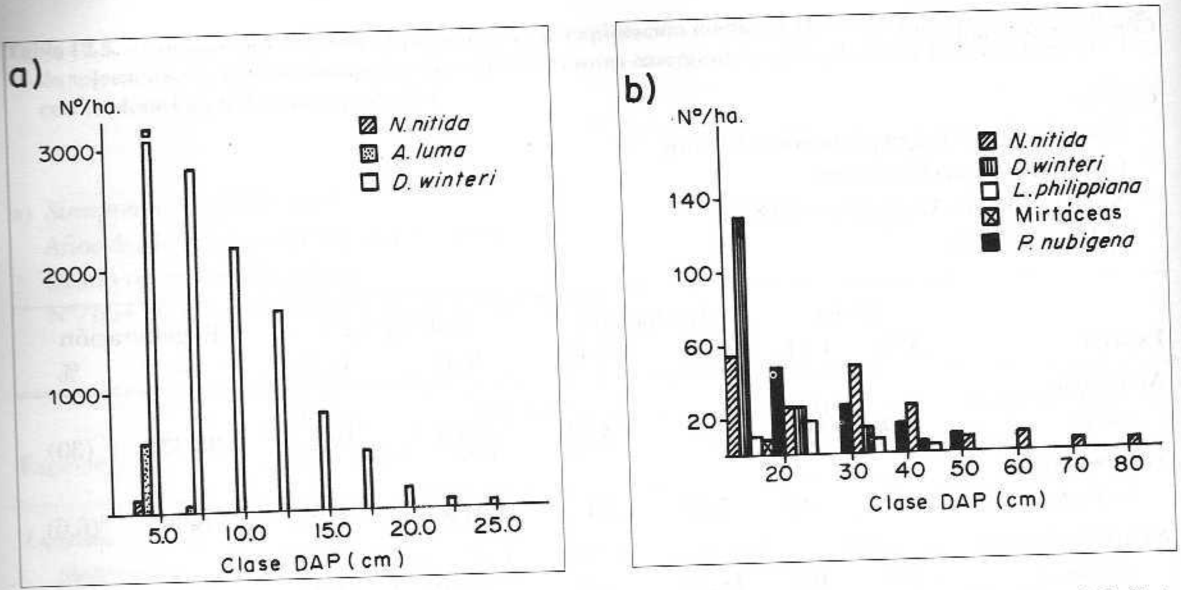


Figura 12.8. – *Estructura diamétrica de:* a) *un renoval de* D. winteri *de 20 a 30 años de edad en la Cordillera de la Costa de Valdivia, y* b) *renoval más viejo en que participan otras especies (a.- Navarro, 1992; b.- Donoso, 1990).*

Un estudio silvicultural realizado paralelamente en bosques siempreverdes de la Cordillera de la Costa y Cordillera de los Andes permite obtener información y conclusiones valiosas respecto de la regeneración y de las estrategias de las mismas especies frente a medio ambientes diferentes. En ambos tipos de bosque virgen se aplicaron talas rasas, cortas dejando árboles semilleros, cortas de protección y cortas selectivas en superficies de 1 ha o más para cada corta. En ambos casos se comprueba que la regeneración es muy escasa y distribuida heterogéneamente después del primer año de la intervención. Sin embargo, ya al tercer año la regeneración es muy abundante en ambas situaciones (Tabla 12.6) (Donoso, 1989 b).

La Tabla 12.6 muestra que la regeneración es mucho más abundante en la Cordillera de los Andes que en la de la Costa después de tres años de la intervención. Pero, además de ello en los Andes está homogéneamente distribuida en toda la superficie, en tanto que en la costa se encuentra agrupada en manchones dispersos. La regeneración en los Andes es además mucho más vigorosa y casi toda proveniente de semillas, alcanzando alturas dos a cuatro veces superiores a las de las mismas especies en la Costa, al cabo de 3 años de vida. Varias especies en la Cordillera de la Costa, en especial *E. cordifolia*, se reproducen vegetativamente, desde las raíces en el caso de *Eucryphia* (Donoso, 1989 b).

Las diferencias entre ambas cordilleras son considerables; ello es atribuible principalmente a las características del sustrato, que cambia radicalmente la interacción clima-suelo-planta, haciéndola más favorable en la Cordillera de los Andes. En ésta el sustrato consiste en trumao depositado sobre material volcánico, material permeable que retiene muy bien la humedad, mientras que en la costa se trata de un suelo desarrollado *in situ* sobre material metamórfico residual, de tipo mica esquisto, que no retiene bien la humedad, facilitando el anegamiento en áreas planas y un rápido drenaje externo, o escurrimiento subsuperficial, en las áreas con pendiente. Si a esto se unen períodos de verano relativamente secos en la Cordillera de la Costa y la desecación del suelo derivada de sus características combinadas con el clima, las condiciones son muy negativas para el establecimiento y crecimiento de la regeneración.

Tabla 12.6.- Cantidad de plantas regeneradas por tipo de intervención silvicultural y por especie, después de 3 años de aplicada la intervención en bosques del tipo forestal siempreverde de la Cordillera de la Costa (a) y Cordillera de los Andes (b).

a) Cordillera de la Costa.

	Regeneración de plantas (plantas/ha)			
Especie	Tala rasa	Semillero	Protección	Selección
a) *Cordillera de la Costa*				
Weinmannia trichosperma	30.278	8.373	7.222	8.611
Eucryphia cordifolia	35.278	40.555	118.889	161.111
Drymis winteri	25.700	1.389	8.889	104.716
Gevuina avellana	0	3.334	15.556	7.222
Laurelia philippiana	1.389	2.778	7.500	25.557
Saxegothaea conspicua	278	556	63.056	51.944
Podocarpus nubigena	4.000	278	89.167	68.333
Aextoxicon punctatum	0	278	16.667	16.945
Otras	58.634	80.391	368.684	783.814
Total	132.357	137.892	695.630	1.238.253

b) *Cordillera de los Andes.*

	Cantidad promedio de plantas / ha de regeneración			
Especie	Tala rasa	Semillero	Protección en faja	Selección
b) *Cordillera de los Andes.*				
Weinmannia trichosperma	356.875	221.875	278.000	213.000
Eucryphia cordifolia	99.166	958.749	316.458	50.208
Drimys winteri	134.000	88.000	39.000	690.000
Nothofagus nitida	27.708	58.333	4.167	41.459
Laurelia philippiana	31.450	70.000	63.541	215.416
Saxegothaea conspicua	77.500	54.791	141.541	228.333
Podocarpus nubigena	24.375	45.900	100.200	92.000
Embothrium coccineum	165.000	200.416	203.541	132.300
Amomyrtus luma	266.667	204.042	411.667	715.208
Caldcluvia paniculata	80.933	25.833	86.458	106.125
Daryphyllum diacanthoides	1.250	6.875	8.646	7.292
Total	1.174.342	1.134.814	1.282.718	2.491.341

Fuente: Donoso (1989b).

El tamaño de la tala rasa en la Cordillera de los Andes es 14.400 m^2 y muestra que, teniendo bosque en el perímetro, la regeneración es abundante y vigorosa, del mismo modo que cuando se dejan árboles semilleros o se corta en fajas dentro del bosque. En la Cordillera de la Costa, en cambio, es evidente que la regeneración de casi todas las especies tiende a concentrarse en los bordes de las parcelas, donde además es más vigorosa, alcanzando mayor altura (Donoso, 1989 b). En esas condiciones tiene un buen aporte de semillas y, sobre todo, protección lateral del bosque que proporciona a las plantas sombra, evitando efectos de desecación excesiva en el suelo y por viento y exceso de transpiración.

En algunas parcelas en ambas cordilleras surge una gran regeneración de *Chusquea spp.* que tiene variados efectos sobre la regeneración de los árboles. El surgimiento de *Chusquea* se produce en los sitios en que la especie estaba presente en el sotobosque antes de la corta, de modo que la regeneración proviene de los rizomas que quedaron en el suelo. Si no había *Chusquea,* la regeneración de las otras especies es más importante. De todas maneras, la regeneración de las especies arbóreas se introduce entre los tallos de *Chusquea,* salvo que la densidad de ésta sea muy alta. Al cabo de 5 ó 6 años se observan los individuos de diferentes especies surgiendo entre la masa de *Chusquea* y por encima de ella, particularmente en la Cordillera de los Andes.

En la Cordillera de la Costa, donde las condiciones para la germinación y establecimiento son más difíciles, muchas especies se establecen gradualmente, aprovechando la protección de *Chusquea* y también de helechos de *Lophosoria quadripinnata* que se desarrollan masivamente en algunos sectores y de las especies que crecen desde los tocones. *E. cordifolia* y *L. philippiana* se establecen de preferencia en los bordes de los grupos de *Chusquea,* condiciones en las cuales crecen más rápidamente. *W. trichosperma* y *D. winteri* aprovechan la protección del helecho para crecer en sus primeras etapas, especialmente bajo los bordes de las plantas de helecho; al cabo de 5 ó 6 años las plantas emergen por encima de los helechos.

La Figura 12.9 resume los cursos alternativos que puede seguir la sucesión forestal en un área como consecuencia de su alteración masiva por un factor alogénico natural o antropogénico.

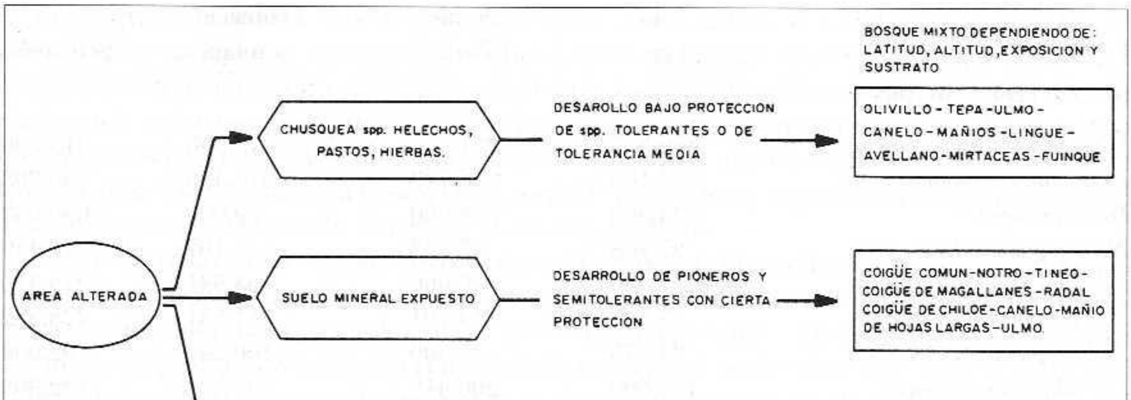

BOSQUE MIXTO DEPENDIENDO DE: LATITUD, ALTITUD, EXPOSICION Y SUSTRATO
AREA ALTERADA
CHUSQUEA spp. HELECHOS, PASTOS, HIERBAS.
DESAROLLO BAJO PROTECCION DE spp. TOLERANTES O DE TOLERANCIA MEDIA
OLIVILLO - TEPA - ULMO - CANELO - MAÑIOS - LINGUE - AVELLANO - MIRTACEAS - FUINQUE
SUELO MINERAL EXPUESTO
DESARROLLO DE PIONEROS Y SEMITOLERANTES CON CIERTA PROTECCION
COIGÜE COMUN - NOTRO - TINEO - COIGÜE DE MAGALLANES - RADAL COIGÜE DE CHILOE - CANELO - MAÑIO DE HOJAS LARGAS - ULMO.
REBROTES DE TOCON O RAIZ DE: ULMO, TREVO, AVELLANO, TEPA, MIRTACEAS.
DESARROLLO DE LOS REBROTES Y ESTABLECIMIENTO DE VARIAS spp. DE SEMILLA EN LOS ESPACIOS
NOTRO - TINEO - NOTHOFAGUS spp. ULMO - CANELO - MAÑIOS - TREVO AVELLANO - TEPA - MIRTACEAS

Figura 12.9. – *Cursos alternativos que seguirá la sucesión forestal durante las etapas iniciales o intermedias según la causa de alteración que da origen al proceso sucesional (Donoso, 1990 b).*

Cualquiera sea el proceso sucesional que ocurra, éste conducirá a un bosque más o menos estable, salvo que vuelva o continúe ocurriendo un fenómeno alogénico. Estos bosques en equilibrio dinámico estarán generalmente constituidos por especies emergentes de gran tamaño y densidad relativa baja, cuya presencia puede mantenerse o disminuir en el bosque según su capacidad para establecerse y competir, y por especies que ocupan los diferentes doseles desde dominante a brinzales, que normalmente son tolerantes a la sombra y tienen capacidad para mantenerse en el bosque autorremplazándose en forma más o menos continua o con ciertas discontinuidades. También es posible que las emergentes intolerantes no logren mantenerse en el lugar y entonces se llegará a un bosque de tolerantes que se aurtorremplazan, bajo el concepto de clímax clásico.

Los bosques siempreverdes con intolerantes de la Cordillera de la Costa de Valdivia llegan a estructuras diamétricas como las representadas en la Figura 12.10 (Veblen *et al.*, 1981; Tupper, 1983). En estos bosques, la única especie que tiene características de oportunista extrema es *Weinmannia trichosperma* y es más bien rara. Sólo se encuentran pocos individuos en las clases de tamaño superior reflejando que pueden haberse establecido en algún claro o por alguna alteración pasada, pero que en el presente no son capaces de mantenerse en el bosque (Tabla 12.1) (Figura 12.10). La autoecología de *W. trichosperma* es algo intrigante. Posee semillas muy pequeñas (7.800.000 - 9.200.000 semillas /kg), copa clara y presenta generalmente individuos de grandes tamaños en los bosques, con nula regeneración, todo lo cual parece indicar una especie pionera u oportunista. Sin embargo, es difícil encontrar áreas con abundante regeneración de ella y parece necesitar de cierta protección en sus estados iniciales, como se vio recién. Por otra parte, se encuentran rodales maduros puros, aparentemente coetáneos, dentro del tipo forestal Alerce en la Cordillera de la Costa y también en la parte austral de su distribución, de tal modo que es posible que sus fallas de regeneración en los bosques siempreverdes septentrionales se deba a que en ellos se encuentran en los límites de su amplitud ecológica.

E. cordifolia es otra especie dominante y emergente en estos bosques. Ella no regenera continuamente, pero tiene cierto grado de éxito cuando se encuentra cerca de su óptimo ecológico, como puede ser la altitud de 260 m en la Cordillera de la Costa de Valdivia (Tabla 12.1) (Figura 12.10 a). Se trata de una especie de tolerancia intermedia (Silva, 1985) y por ello puede establecerse en forma esporádica, como lo refleja la falta de individuos en algunas clases intermedias y la baja potencia que refleja el modelo de función de poder de Hett y Loucks (1976) (Figura 12.10 a y b). La distribución espacial de la regeneración de *E. cordifolia* es agrupada, lo que queda reflejado porque se produce bajo claros del dosel. Generalmente las plantas de regeneración se originan en reproducción desde las raíces, cuando éstas reciben más temperatura en los claros. Las demás especies de estos bosques poseen claramente estrategias de especies de equilibrio que están regenerando más o menos continuamente, como lo muestran las funciones de poder para *L. philippiana, S. conspicua, P. nubigena, A. luma, D. diacanthoides* y *A. punctatum.*

No es especialmente diferente la dinámica de los bosques siempreverdes de la Isla de Chiloé, del mismo tipo y composición que los de la Cordillera de la Costa de Valdivia. Varios estudios reflejan esto, pero también que existen fuertes variaciones derivadas principalmente de mayor o menor humedad (Donoso *et al.*, 1984, 1985; Veblen, 1985; Armesto y Figueroa, 1987, Armesto y Fuentes, 1988).

En el tipo forestal siempreverde en general, y en la Isla de Chiloé en particular, la estructura, composición y dinámica de los bosques están fuertemente influenciadas por las condiciones de humedad del suelo y el drenaje. En condiciones de humedad moderada en el suelo y con drenaje normal, es común observar una dominancia en los doseles superiores

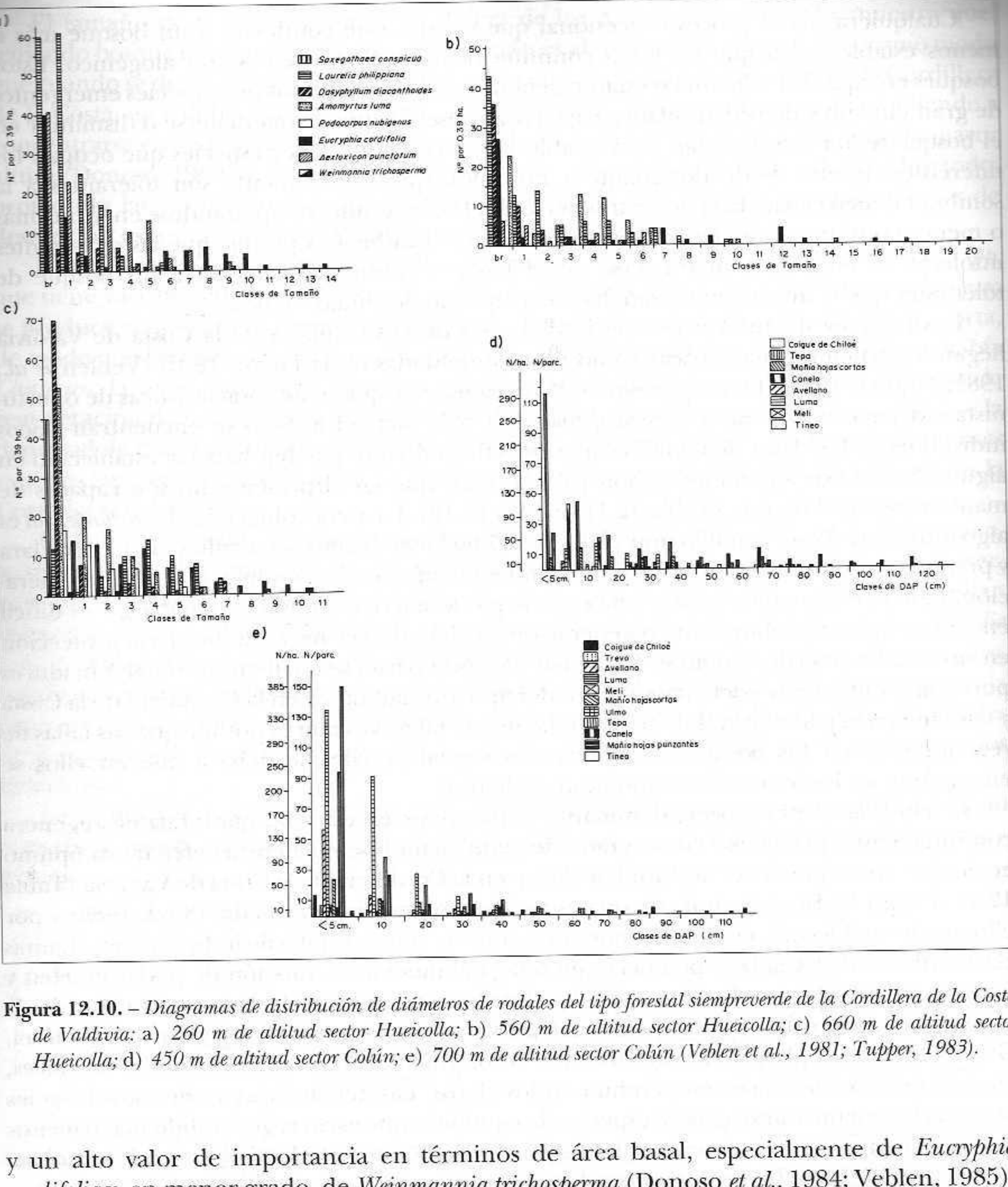


Figura 12.10. – *Diagramas de distribución de diámetros de rodales del tipo forestal siempreverde de la Cordillera de la Costa de Valdivia:* a) *260 m de altitud sector Hueicolla;* b) *560 m de altitud sector Hueicolla;* c) *660 m de altitud sector Hueicolla;* d) *450 m de altitud sector Colún;* e) *700 m de altitud sector Colún (Veblen et al., 1981; Tupper, 1983).*

y un alto valor de importancia en términos de área basal, especialmente de *Eucryphia cordifolia* y, en menor grado, de *Weinmannia trichosperma* (Donoso *et al.*, 1984; Veblen, 1985). En sectores muy húmedos, en cambio, estas especies son escasas o no están presentes y su regeneración es casi nula, adquiriendo mayor importancia *Drimys winteri* y *Amomyrtus luma*, que aparecen como especies adaptadas a alta humedad y mal drenaje (Donoso *et al.*, 1984).

Se pueden agregar también, como indicadores de mayor humedad, *Myrceugenia planipes* y *Tepualia stipularis*, y de menor humedad y mejor drenaje, *Amomyrtus meli*. La dominancia de las especies adaptadas al exceso de humedad se relaciona con pH muy bajo, inferior a 4 y con síntomas de gleyzación a poca profundidad del suelo, que resulta de acumulación de compuestos de Fe y Mn, lo que a su vez restringe la velocidad de infiltración del agua (Donoso *et al.*, 1984).

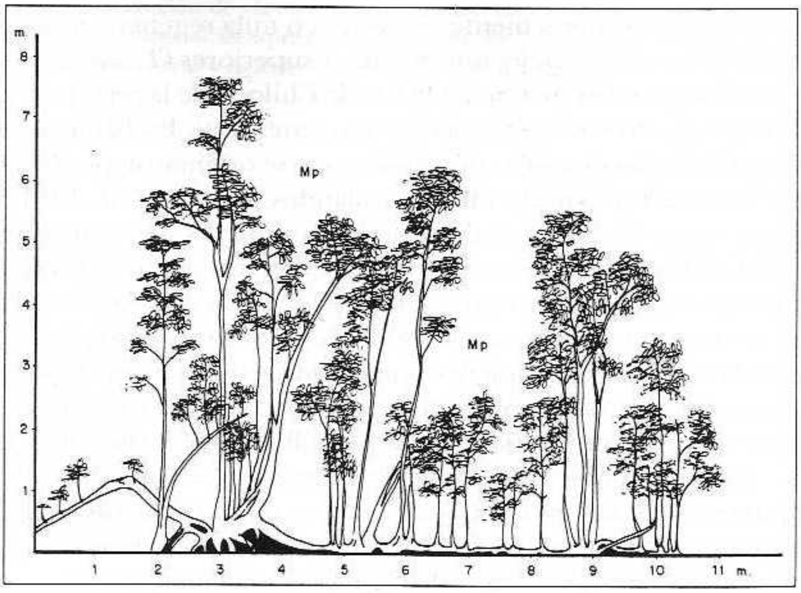


Figura 12.11. – *Perfil vertical que muestra la estrategia reptante de adaptación a la humedad de* Myrceugenia planipes, *y más comúnmente de* Amomyrtus luma *(Donoso et al., 1985).*

La relación entre la capacidad de las especies para regenerar y establecerse exitosamente en un sitio y el nivel de humedad existente en él se ve confirmada por la conclusión de Villagrán (1985) a través de su estudio palinológico realizado en Chiloé. Ella señala que durante un período postglacial asociado a bajas precipitaciones entre 9.590 y 3.020 años A.P., *E. cordifolia* y *W. trichosperma* tuvieron su auge, que coincide con una disminución de *D. winteri, A. luma* y *Myrceugenia sp.* A partir de 3.000 A.P. se observa un aumento de las precipitaciones y una disminución de la temperatura, que se asocian a una evidente disminución de *E. cordifolia* y *W. trichosperma* y un aumento de *D. winteri, A. luma* y *Myrceugenia sp.* (Donoso *et al.*, 1985).

En todo caso, todas las especies del tipo siempreverde tienen algún grado de adaptación a la alta humedad en el suelo, que es una característica común de la región donde se desarrolla, especialmente en su distribución austral. En las áreas muy húmedas, anegadas, son comunes los "tepuales", comunidades dominadas por *Tepualia stipularis* a que se ha hecho referencia al tratarse los tipos forestales Alerce y Ciprés de las Guaitecas. En situaciones quizás menos extremas, tienen un comportamiento similar *A. luma, M. planipes* y más raramente otras especies. La estrategia de estas especies consiste en que, frente a la falta de sostén derivada de un suelo muy húmedo o anegado, sus tallos crecen inclinados o paralelos al nivel del suelo en forma similar a los "krummholz". Sobre estos *tallos reptantes* crecen verticalmente ramas que, frecuentemente, desprenden raíces adventicias, constituyendo así una nueva planta (Figura 12.11).

Estos tallos y ramas se cubren de epífitas y helechos, acumulan materia orgánica y constituyen un sustrato que los transforma en una buena cama de semillas, donde se establecen diferentes especies incluyendo algunos de los doseles superiores del bosque. Este tipo de estrategia es similar a la descrita en bosques de *Metrosideros umbellata* en Nueva Zelanda (Veblen y Stewart, 1980).

La presencia de especies emergentes intolerantes o relativamente intolerantes, como *W.*

trichosperma y *E. cordifolia*, frecuentemente con escasa o nula regeneración o con poco éxito de ésta para establecerse en los doseles intermedios y superiores (Tabla 12.7) (Figura 12.12), refleja que muchos bosques de este tipo en la Isla de Chiloé y de la región en general, se han desarrollado después de alteraciones más o menos extensivas. Probablemente, se produjeron grandes claros derivados de caídas de árboles, que se originaron por fuertes vientos que desarraigan árboles en sustratos muy húmedos y blandos (Donoso *et al.*, 1984; Veblen, 1985). Si no se presentan estas alteraciones alogénicas, las especies más tolerantes a la sombra tendrán oportunidad de establecerse en el rodal desplazando a *E. cordifolia* y *W. trichosperma.* Un rol importante tienen en este proceso *Laurelia philippiana* y *Amomyrtus luma* junto a otras especies menores que, en conjunto, ocupan todos los estratos del bosque. En algunos casos es posible que el bosque llegue a quedar constituido exclusivamente por estas especies, constituyendo un siempreverde de tolerantes como aquellos descritos por Armesto y Figueroa (1987) y Armesto y Fuentes (1988) en la Cordillera de Piuché en la Isla Grande de Chiloé. *Drimys winteri* es también una especie importante en algunos de estos rodales, cuando hay bastante humedad en el sitio, aunque no necesariamente mal drenaje. Según estas condiciones, su regeneración y establecimiento pueden ser buenos o malos (Donoso *et al.*, 1984; Donoso *et al.*, 1985; Veblen, 1985; Armesto y Fuentes, 1988).

De la Tabla 12.7 y de la Figura 12.12 se deduce la dificultad de regeneración de *E. cordifolia* y más aún de *W. trichosperma.* Las plántulas, especialmente de *E. cordifolia,* son con frecuencia abundantes, pero es fácil comprobar que casi la totalidad de ellas provienen de reproducción vegetativa o se han desarrollado sobre troncos caídos en el bosque. Estas plántulas y brinzales de *E. cordifolia* tienen alta mortalidad y sólo algunos de ellos son capaces de alcanzar los estratos superiores y llegar a la madurez. Ello ocurre cuando tienen suficiente luminosidad y se produce cuando, en condiciones de buen drenaje, la caída de grandes árboles origina claros en el bosque de 300 a 400 m^2 por lo menos. En esos claros pueden establecerse y llegar a adultos uno y a veces un grupo de tres o más grandes individuos de *E. cordifolia* (Figura 12.13) (Donoso *et al.*, 1984, 1985; Veblen, 1985).

En esas condiciones de buen drenaje, los claros suelen ser ocupados por *Chusquea quila* o *Chusquea macrostachya.* Ello ocurre cuando previamente había *Chusquea* en el sitio. Si no la había, su desarrollo por semillas es muy lento y las especies arbóreas se establecen más rápidamente. Si la había, se transforma en un competidor por luz para *E. cordifolia* y otras especies. Sin embargo, *Eucryphia,* así como *L. philippiana,* se establecen con gran vigor en los bordes de la mancha de *Chusquea,* aprovechando su protección de exceso de luz y también en el interior de la mancha de *Chusquea,* cuando la densidad no es muy alta. En condiciones de muy alta densidad de *Chusquea,* sólo son capaces de establecerse *M. planipes, A. luma* y las Podocarpáceas cuando están presentes. En condiciones de mal drenaje, *Ch. quila* y *E. cordifolia* tienen menos éxito en la ocupación de los claros y suele establecerse *D. winteri* en mayor proporción, junto a Myrtáceas.

Aunque es evidente que *E. cordifolia* se desarrolla óptimamente en condiciones de buen drenaje, es también capaz de establecerse en áreas con exceso de humedad. Ello lo logra germinando sobre troncos caídos o sobre *A. luma* o *M. planipes* reptantes y, eventualmente, desarrollando "raíces zancos" que alcanzan el suelo y permiten el crecimiento posterior del árbol (Figura 12.14). Sobre estas raíces zancos se acumula materia orgánica formando una masa basal cónica que las cubre, dando la imagen que los grandes árboles crecieron sobre pequeños promontorios en el piso del bosque (Donoso *et al.*, 1985).

En bosques de Chiloé y de la Cordillera de la Costa, en terrenos planos con algunas deficiencias de drenaje, se encuentran poblaciones de grandes árboles de *E. cordifolia* con otras especies. Ello demuestra que dicha especie fue capaz de establecerse probablemente

Tabla 12.7. – Distribución de clases de copa en parcelas de 0.3888 hectáreas en un bosque virgen del tipo forestal siempreverde de la Isla de Chiloé, que permite interpretar la capacidad de regenerar y establecerse de las diferentes especies.

	Clases de copa (N° arb/parcela)					
Altitud y especies	B	S	I	C	D	E
Parcela 1						
Eucryphia cordifolia	4	1	—	—	2	11
Laurelia philippiana	212	142	67	36	25	—
Amomyrtus luma	478	142	18	—	—	—
Myrceugenia planipes	238	200	12	—	—	—
Drimys winteri	1	1	5	5	—	—
Myrceugenia ovata var. *ovata*	21	13	1	—	—	—
Caldcluvia paniculata	—	—	1	—	—	—
Luma apiculata	1	—	—	—	—	—
Myrceugenia parvifolia	2	2	—	—	—	—
Parcela 2						
Eucryphia cordifolia	33	1	—	2	7	16
Laurelia philippiana	67	66	32	34	24	2
Amomyrtus luma	272	183	29	—	—	—
Myrceugenia planipes	37	25	—	—	—	—
Drimys winteri	20	—	—	2	—	—
Weinmannia trichosperma	—	—	—	1	1	—
Gevuina avellana	1	—	—	—	—	—
Myrceugenia parvifolia	35	9	—	—	—	—
Parcela 3						
Eucryphia cordifolia	8	—	—	—	2	9
Laurelia philippiana	63	61	15	29	22	4
Amomyrtus luma	286	128	62	4	—	—
Myrceugenia planipes	72	73	7	—	—	—
Drimys winteri	3	—	—	—	—	—
Weinmannia trichosperma	—	1	1	—	1	1
Myrceugenia ovata var. *ovata*	2	1	—	—	—	—
Caldcluvia paniculata	2	1	—	1	—	—
Luma apiculata	—	—	—	—	1	—
Gevuina avellana	32	5	1	—	1	—
Rhaphythammus spinosus	1	—	—	—	—	—

Fuente: Donoso *et al.*, 1984.

B= Brinzal; S= Suprimido; I= Intermedio; C= Codominante; D= Dominante; E= Emergente.

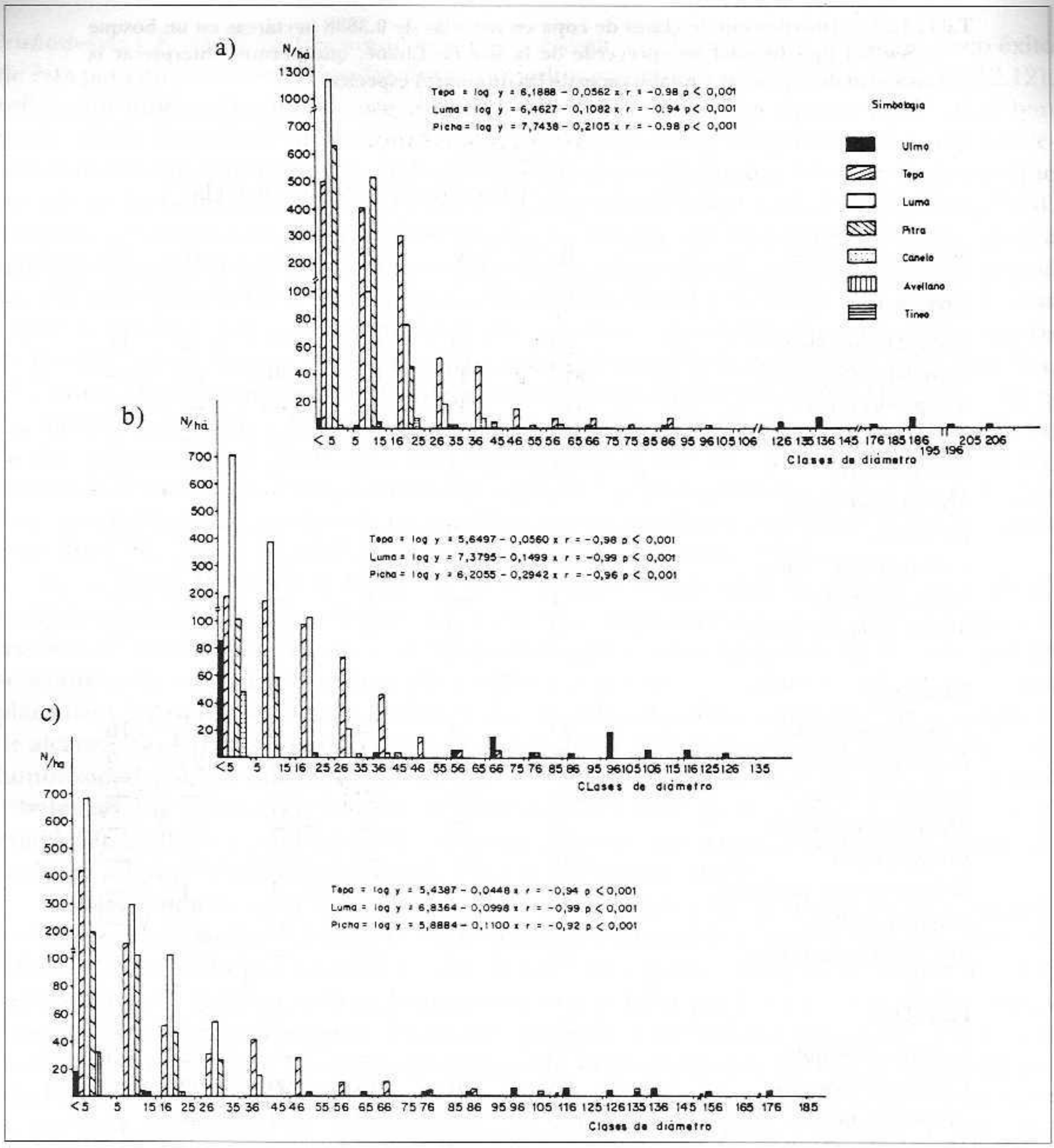


Figura 12.12. – *Estructura diamétrica de tres rodales siempreverdes de Chiloé, que muestran el ajuste a la función de poder de las especies de equilibrio* Laurelia philippiana, Amomyrtus luma *y* Myrceugenia planipes, *y la falta de éxito en la regeneración o establecimiento de las oportunistas* Eucryphia cordifolia *y* Weinmannia trichosperma *(Donoso et al., 1985).*

empleando las estrategias señaladas. En estos sitios es posible observar con relativa alta frecuencia que más allá de cierta edad y tamaño de los árboles de *Eucryphia,* se produce un aumento de humedad, evidente a simple vista, en el suelo alrededor del árbol. Este fenómeno se puede explicar por un desequilibrio en la relación absorción/transpiración, o un exceso de escurrimiento fustal que sobrepasa la capacidad de absorción de las raíces del árbol a cierta edad o condición fisiológica. En esos sitios semi-anegados surge regeneración

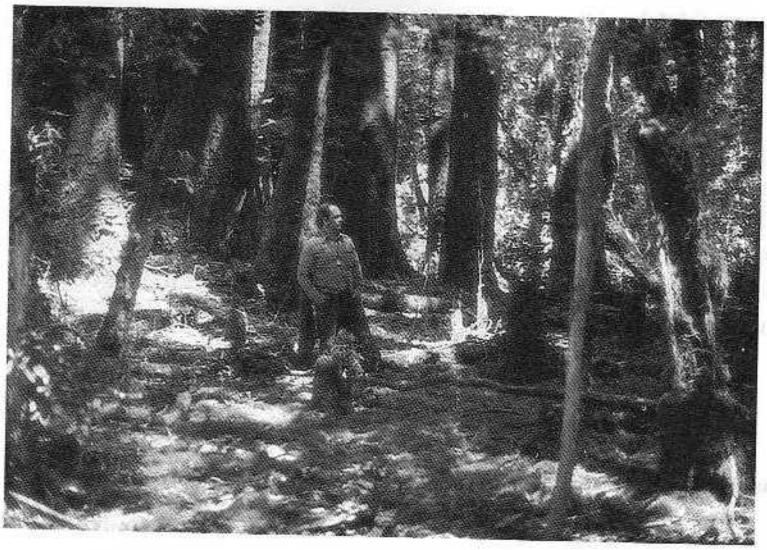


Figura 12.13. – *Ulmos* (E. cordifolia) *de gran tamaño agrupados en un área del bosque que probablemente fue un claro derivado de caída de árboles (Fotografía tomada por B. Escobar en 1984).*

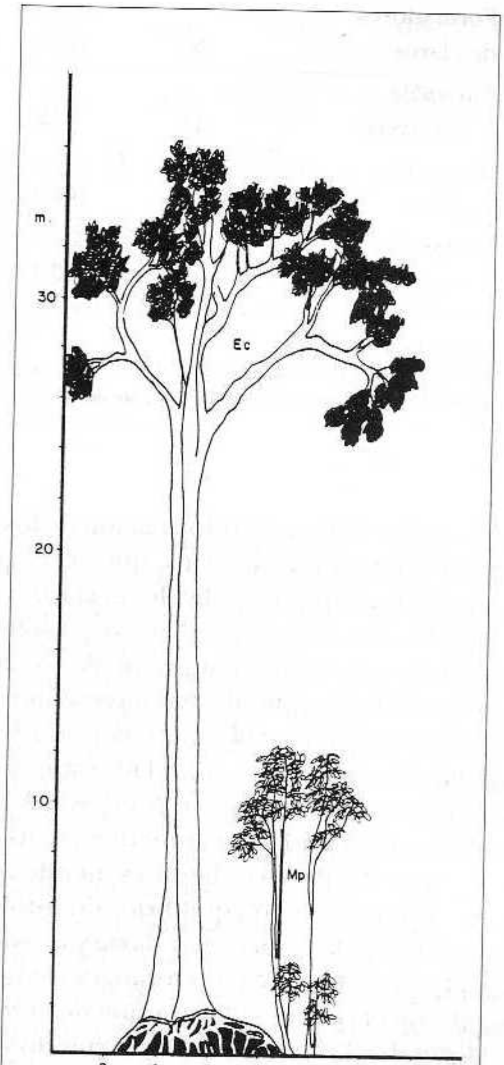


Figura 12.14. – *Ulmos con raíces zancos que le permitieron establecerse en un área muy húmeda, y que luego se cubrieron con hojarasca y materia orgánica (Donoso et al., 1985).*

de *D. winteri* como lo demuestra la asociación positiva significativa encontrada entre grandes árboles viejos de *E. cordifolia* y brinzales o plántulas de *D. winteri*. Aparentemente estos individuos de *D. winteri* tienen escaso o ningún éxito para llegar a mayores edades (Tabla 12.7), lo que puede deberse a un desecamiento del suelo provocado por el desarrollo de los grandes árboles de *E. cordifolia* y *L. philippiana*, asociado con falta de luz para el desarrollo de *D. winteri* (Donoso *et al.*, 1984, 1985).

En uno de estos bosques en Chiloé es posible, estudiando los claros producidos, verificar que grandes árboles de *E. cordifolia* son los principales productores de estos claros, generalmente originados por quebradura del fuste por efecto del viento y por desarraigamiento (Tabla 12.8) (Veblen, 1985).

Tabla 12.8. – Parámetros de formación de claros en un rodal siempreverde de Chiloé.

Formadores de claros	Nº	Tipo de claro (%) Des.	Qf	Qr	Dap	Tam.	% At
Eucryphia cordifolia	11	27,2	54,5	18,1	105-180	132-528	94,8
Amomyrtus luma	1	100,0	—	—	60	130	5,2
Todas las especies	12	33,3	50,0	16,7	60-180	130-528	100,0

Fuente: Veblen (1985).
Nº= Número de claros formados; Des.= Desarraigamiento; Qf= Quiebre fuste; Qr= Quiebre ramas; Dap= Dap (cm) del formador de claros (Rango); Tam.= Tamaño (m^2) del claro expandido (Rango); % At= Porcentaje del área total del claro.

Sobre la base de información de los árboles ≥ 2 m de altura en los claros y de los sucesores potenciales en cada claro, que corresponden al árbol más alto en cada uno de los cuatro cuadrantes en que se divide un claro, Veblen (1985), basándose en la metodología diseñada por Runkle (1981) predice las posibles frecuencias y densidades relativas de las diferentes especies en el dosel superior de los bosques (Tabla 12.9). Se puede apreciar según esta metodología, que *W. trichosperma* tenderá a desaparecer, lo mismo que *Luma apiculata*, mientras que *E. cordifolia, Caldcluvia paniculata* y *Gevuina avellana*, podrían mantenerse con bajas frecuencias y densidades aprovechando sus estrategias de ocupación de claros. *L. philippiana, A. luma* y *M. planipes* son las especies que, mediante un autorremplazo permanente, mantendrán o aumentarán sus actuales frecuencias y densidades. *D. winteri*, como se comprueba en otros bosques, tiende a mantener sus valores.

En bosques en equilibrio, sin intolerantes emergentes, en condiciones de media altitud en Chiloé, las especies *A. luma* y *L. philippiana* son las principales productoras de claros en el bosque, los que tienen rangos de tamaño entre 28 y 972 m^2. *Drimys winteri*, que es escaso en estos bosques y *Embothrium coccineum*, que se encuentra ausente, aparecen como formadores del 22% de los claros (Armesto y Fuentes, 1988). Ambas son especies que actúan como pioneras y forman renovales en estos bosques siempreverdes.

Tabla 12.9. – Composiciones actuales y futuras posibles del dosel superior de bosques de Chiloé.

	Frecuencias relativas (%)					Densidad relativa (%)		
		Valores futuros según					Valores futuros según	
Especies	Va F	M1	M2	M3	M4	Va D	M1	M2
Laurelia philippiana	38,8	27,3	40,4	28,7	50,7	50,8	29,7	32,5
Amomyrtus luma	13,6	27,3	31,9	28,7	30,3	11,9	42,2	32,5
Myrceugenia planipes	6,1	20,5	21,3	24,2	15,0	5,6	20,0	29,5
Gevuina avellana	1,4	9,1	4,3	6,1	3,0	1,2	5,7	3,9
Caldcluvia paniculata	1,4	2,3	0,0	3,0	0,0	0,8	0,5	0,3
Eucryphia cordifolia	26,5	6,8	2,1	4,6	1,5	21,4	1,4	1,0
Weinmannia trichosperma	4,1	0,0	0,0	0,0	0,0	3,6	0,0	0,0
Luma apiculata	7,5	0,0	0,0	0,0	0,0	4,4	0,0	0,0
*Drimys winteri**	18,8	20,5	12,8	21,3	18,6	18,3	22,5	17,9

Fuente: Veblen (1985).
Va F= Valor actual de Frecuencia relativa; M (N°)= Método (N°); Va D= Valor actual de Densidad relativa.
* Los valores de *D. winteri* corresponden a información de otro rodal (El Feo).

Algunos árboles de *E. coccineum* pueden llegar a grandes tamaños en forma dispersa en el bosque y suelen caer dejando un 8% de los claros. *D. winteri* puede establecerse en claros menores en el bosque y por ello es más posible encontrar grandes individuos susceptibles a caer en estos bosques. Según Armesto y Fuentes (1988), la regeneración de *L. philippiana* y *A. luma* puede ocurrir tanto bajo dosel como en claros en los bosques de Chiloé. En cuanto a las estrategias de regeneración y establecimiento de otras especies de estos bosques, como *M. planipes, M. ovata, D. winteri* y *Amomyrtus meli*, existen contradicciones en las informaciones que se entregan sobre ellas. Es necesaria más investigación sobre su autoecología en terreno y en condiciones controladas. Lo mismo puede decirse para *W. trichosperma* y *Nothofagus nitida.* En bosques siempreverdes de las pequeñas islas al Este de la Isla Grande de Chiloé, Armesto y Figueroa (1989) encontraron que las especies dominantes en los doseles superiores eran las mismas que abundaban como plántulas y brinzales bajo el dosel. Se concluye que estas especies se mantendrán como dominantes en ausencia de alteraciones de gran escala. Estas especies dominantes en diferentes rodales son *Aextoxicon punctatum, Drimys winteri, Laurelia philippiana, Amomyrtus luma*; ellas están regenerándose continuamente, pero en diferentes puntos en el rodal, mostrando un modelo de regeneración en mosaico, que parece corresponder a la estrategia de dinámica de claros derivados de caída de grandes árboles.

Excepción al modelo de las especies mencionadas, que son del tipo tolerantes a la sombra, la constituye en estas islas la intolerante *Nothofagus dombeyi*, que no presenta regeneración bajo los grandes árboles dominantes de sí misma y otras especies. Cuando aparece regeneración de *N. dombeyi*, ella parece depender de alteraciones masivas que dejan áreas abiertas donde la especie es capaz de desplegar su capacidad pionera, del mismo modo como lo hace en la Cordillera de los Andes, sobre deslizamientos de tierra, corridas de lava, retiradas de glaciares o, simplemente, en claros de tamaño adecuado dejados por caídas de grandes árboles o de grupos de árboles.

Otra especie frecuente entre las emergentes en el bosque siempreverde es *Nothofagus nitida*, que es común en los sectores húmedos de la Cordillera de la Costa, a partir del río Valdivia, en la Cordillera de los Andes al sur de los Lagos Ranco-Puyehue, en la Isla de Chiloé y en las Islas del sur. Bosques con esta especie como dominante han sido descritos en la Cordillera de la Costa de Valdivia por Tupper (1983), ubicados entre 450 y 700 msnm (Figura 12.10 d y e). Sobre esa altitud continúa ocurriendo la especie, pero asociada con *Fitzroya cupressoides*, perteneciendo entonces, por lo tanto, al tipo forestal Alerce. La estructura de estos rodales se aprecia en la Tabla 12.10, correspondiente a un rodal ubicado a 450 m. Las especies que caracterizan a estos rodales en cuanto al número de árboles y área basal son *N. nitida*, *L. philippiana*, *W. trichosperma*, *D. winteri*, *S. conspicua* y las *Mirtáceas*. La distribución diamétrica de *N. nitida* es una curva normal aplanada, con escaso o ningún

Tabla 12.10. – Tabla de rodal del bosque siempreverde con *Nothofagus nitida* como dominante emergente en la Cordillera de la Costa de Valdivia.

Clases de Dap (cm)	*L. philippiana*	*S. Conspicua*	D. winteri	A. luma	*A. meli*	*W. trichosperma*	N. nitida	Otras	Total
< 5	297	21	62	33	110	—	—	23	546
5-14,9	113	36	—	44	54	—	—	10	257
15-24,9	56	21	8	26	10	3	5	8	137
25-34,9	33	18	21	23	—	—	8	18	121
35-44,9	44	21	10	8	—	—	10	3	96
45-54,9	18	5	8	5	—	—	13	—	49
55-64,9	8	—	13	—	—	3	23	—	47
65-74,9	18	10	8	3	—	5	33	—	77
75-84,9	3	—	3	3	—	—	13	—	22
85-94,9	—	—	3	—	—	—	21	—	24
95-104,9	5	—	—	—	—	3	8	—	16
105-114,9	—	—	—	—	—	—	10	—	10
115-124,9	3	—	—	—	—	5	15	—	23
Total	598	132	136	145	174	19	159	62	1425
Valor porcentual	42,1	11,3	9,5	10,2	12,2	1,3	11,2	4,3	100
Área basal (m^2)	31,061	9,605	13,779	6,901	0,745	11,034	77,284	1,938	152,347
Valor porcentual	20,4	6,3	9,0	4,5	0,5	7,2	50,7	1,0	100

Fuente: Tupper, 1983.

número de brinzales. Ellos aparecen, sin embargo, en otros rodales, especialmente ocupando claros sobre troncos (Tupper, 1983). Este autor sugiere que *N. nitida* estaría siendo reemplazado por las especies más tolerantes a la sombra y que sólo podría mantenerse mediante la formación de claros importantes. La distribución de clases de tamaño de *N. nitida* en estos rodales, si se compara con lo que ocurre normalmente con *N. dombeyi* refleja una mejor adaptación de la especie para crecer bajo sombra, probablemente cuando la humedad del suelo es alta (Figura 12.10) (Tabla 12.10).

En la región de Palena, entre los 42° y 44° Sur y entre los 200 y 500 msnm aproximadamente, se encuentran comunidades forestales del tipo siempreverde en que *N. nitida* es una especie preponderante, asociada a los doseles dominantes, alternativamente, con *L. philippiana* en los sectores más bajos o con *P. nubigena* y *W. trichosperma*, en los más altos. Estas comunidades son propias de sectores húmedos, a veces con drenaje impedido, lo que determina una vegetación de sotobosque dominada por especies propias de esas condiciones (Gajardo, 1976; Peralta, 1976) (Figura 12.16). La participación porcentual en número de árboles y área basal de *N. nitida* es similar a la que presenta en la Cordillera de la Costa de Valdivia, pero muy variable. Los volúmenes del bosque fluctúan entre 230 y 900 m^3 por hectárea, en los que domina *N. nitida, L. philippiana, W. trichosperma, P. nubigena* y se hace presente, en forma ocasionalmente importante, *Embothrium coccineum* (Puente, 1976). Según Gajardo (1976), *N. nitida* se encontraría en este bosque como un remanente de una invasión original, lo que implicaría una eventual desaparición del área, si no operan factores como producción de claros que favorezcan su mantención en el área.

En la Península de Taitao es la especie dominante junto a *Podocarpus nubigena* que ocupan respectivamente el 28,4% (195 árboles/ha) y el 30,2% (208 árboles/ha) del número de árboles por hectárea y el 39,2% (36,9 m^2/ha) y el 34,3% (32,3 m^2/ha) del área basal por hectárea (Innes, 1991). Las otras especies arbóreas que componen estos bosques son, en orden de importancia: *L. philippiana, W. trichosperma, D. winteri, C. paniculata* y *E. coccineum.* Estos bosques constituyen en realidad un mosaico de situaciones en que generalmente dominan *N. nitida* y *P. nubigena*, pero donde se encuentran rodales casi puros de *P. nubigena*, únicos, al parecer, por los tamaños de más de 1 m de Dap, que alcanzan los árboles (Innes, 1991), como también de *L. philippiana.* En estos bosques *E. coccineum* y *W. trichosperma* aparecen como las especies intolerantes a la sombra. En particular de *E. coccineum* se encuentran raramente individuos remanentes de una invasión en grandes claros y los individuos jóvenes no tienen éxito (Figura 12.15). *W. trichosperma* presenta en este bosque numerosos árboles pequeños y pocos individuos de tamaño mayor; la distribución de frecuencias de tamaño sugiere que esta especie experimenta una fuerte mortalidad (Figura 12.15) (Innes, 1991).

Nothofagus nitida regenera y se establece exitosamente en este bosque, lo mismo que *P. nubigena* y *L. philippiana* (Figura 12.15). *P. nubigena* y *L. philippiana* son conocidas como especies muy tolerantes a tolerantes. La distribución de tamaños de *N. nitida* parece indicar que esta especie también lo es, al menos en las condiciones de suelos húmedos a las cuales está muy bien adaptada (Weinberger, 1973; Innes, 1991). Estas características de *N. nitida* también se encuentran en la Cordillera de la Costa de Valdivia (Tupper, 1983) y parecen verse confirmadas por el establecimiento de plantas de la especie en los ensayos silviculturales de la Cordillera de los Andes donde está surgiendo en condiciones de semisombra con posterioridad al establecimiento de otras especies (Donoso, 1989 b). La presencia de regeneración abundante a nivel de brinzales y latizales de esta especie en áreas pequeñas incendiadas en la Cordillera de la Costa, junto a *D. winteri* y *E. cordifolia*, parece indicar que tiene también capacidad para establecerse con bastante luminosidad.

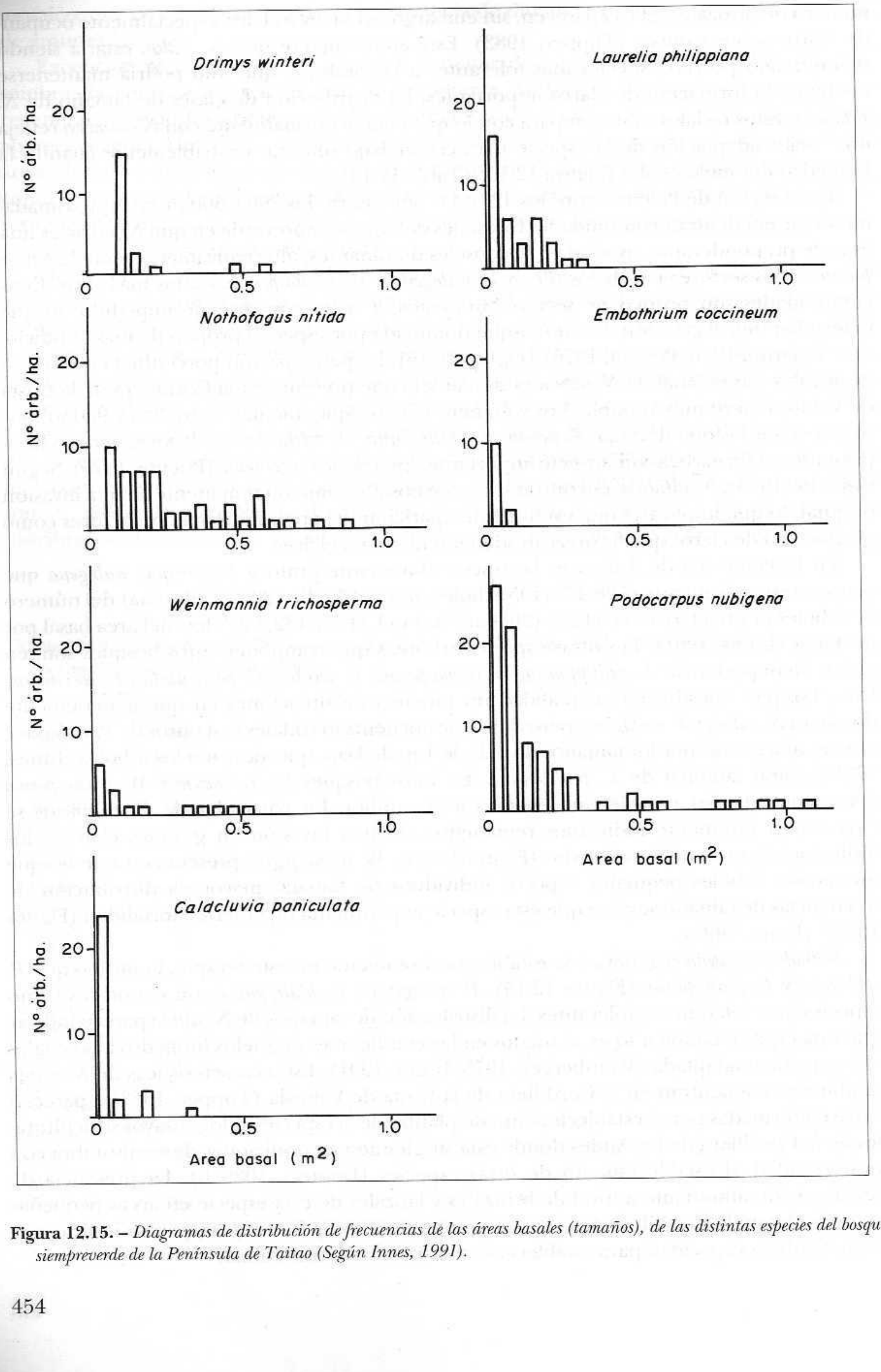


Figura 12.15. – *Diagramas de distribución de frecuencias de las áreas basales (tamaños), de las distintas especies del bosque siempreverde de la Península de Taitao (Según Innes, 1991).*

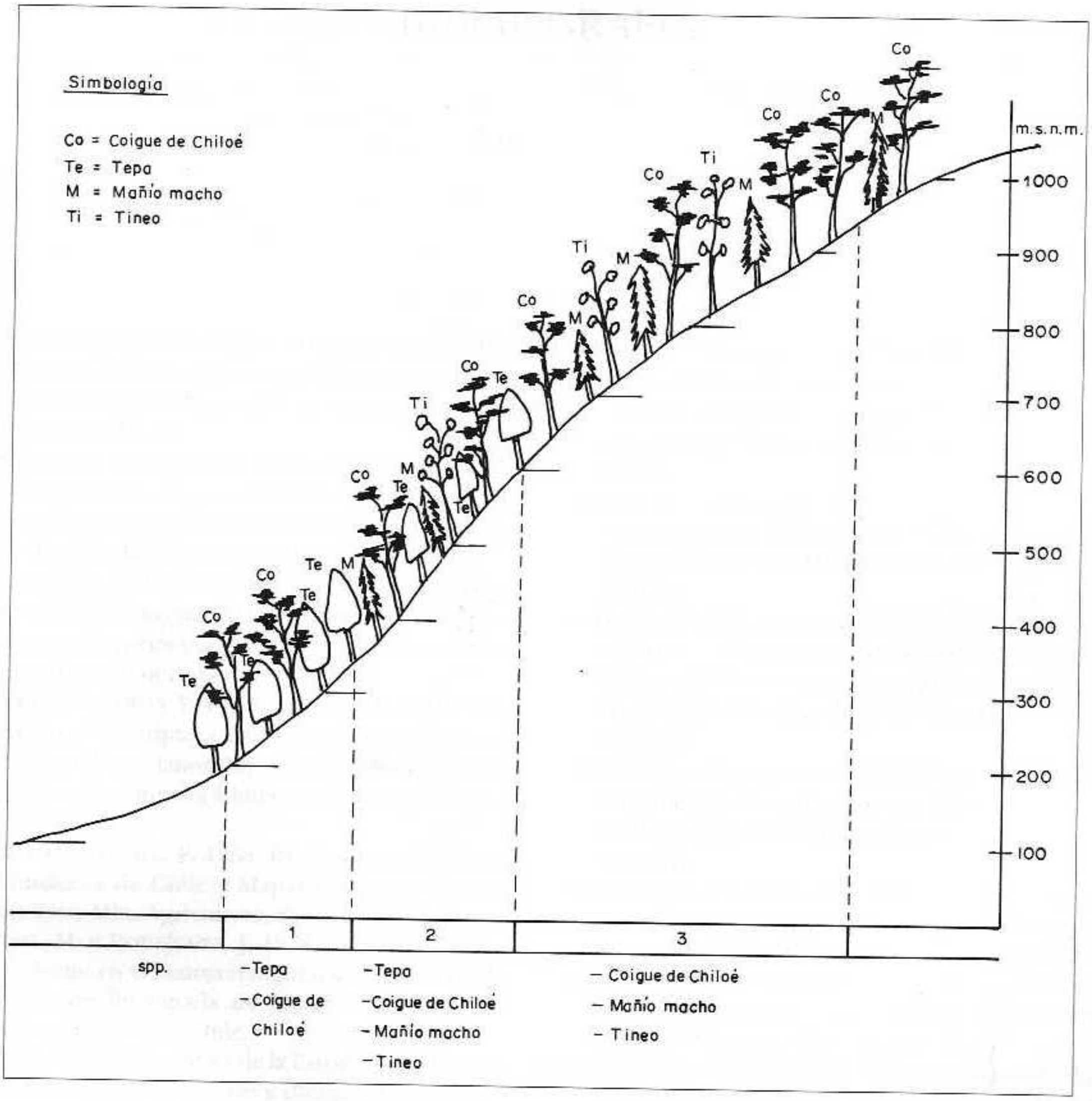

Simbología
Co = Coigue de Chiloé
Te = Tepa
M = Mañío macho
Ti = Tineo
Te
Co
Te
Co
Te
Te
M
Co
Te
M
Te
Ti
Co
Te
Co
M
Ti
M
Co
Ti
Co
M
Co
Co
M
Co
m.s.n.m.
1000
900
800
700
600
500
400
300
200
100
1
2
3
spp.
-Tepa
-Coigue de Chiloé
-Tepa
-Coigue de Chiloé
-Mañío macho
-Tineo
- Coigue de Chiloé
- Mañío macho
- Tineo

Figura 12.16. – *Probable variación de la vegetación dominante en una transección altitudinal en la región de Chaitén (Según Gajardo, 1976).*

En algunos de estos bosques se aprecia, al mirarlos desde la altura, que los individuos emergentes de *N. nitida* presentan con frecuencia copas muertas o semisecas. Ello parece indicar una muerte generalizada de individuos de la misma especie que probablemente colonizaron en una situación diferente el área, lo que se puede deber a factores que la predisponen, otros que la desencadenan y otros que la aceleran (Stewart, 1989). Un estudio autoecológico de ésta y otras especies parece ser de gran interés.

BIBLIOGRAFÍA

Alberdi, M. y Ríos, D. 1983. Frost resistance of *Embothrium coccineum* Forst. and Gevuina avellana Mol. during development and aging. Oecologia Plantarum 4, 1-9.

Alberdi, M., Romero, M., Ríos, D. y Wenzel, H. 1985. Altitudinal gradients of seasonal frost resistance in *Nothofagus* communities of southern Chile. Acta Ecológica, Vol. 6 (20), N° 1, p. 21-30.

Aljaro, M.E., Ávila, G., Hoffman, A. y Kummerow, J. 1972. The annual rythm of cambial activity in two woody species of the Chilean matorral. American Journal of Botany 59: 879-885.

Aljaro, M.E., Frías, V. y Montenegro, G. 1984. Life cycle of Rhadriptera limbata Diptera (Tephritidae) and its relationship with Baccharis linearis Compositae. Revista Chilena de Historia Natural 57: 123-129.

Almeyda, E. y Sáez, F. 1958. Recopilación de Datos Climáticos de Chile y Mapas Sinópticos Retrospectivos. Min. Agricultura, Santiago, Chile.

Altieri, M. y Rodríguez, J. 1974. Acción ecológica del fuego en el matorral natural mediterráneo de Chile, en Rinconada de Maipú. Tesis. Fac. de Agronomía, U. de Chile.

Álvarez, M. 1982. Análisis de la Estructura y Dinámica de los bosques vírgenes y alterados en el Fundo San Martín. Tesis, Fac. Cs. Forestales. U. Austral de Chile.

Álvarez, S. y Grosse, H. 1978. Antecedentes generales y análisis para el manejo de Lenga (*Nothofagus pumilio* Poepp. et Endl. Krasser) en Alto Mañihuales, Aysén. Tesis, Fac. Cs. Forestales. U. de Chile.

Anderson, E. 1948. Hybridization of the habitat. Evolution 2:1-9

Anderson, E. 1949. Introgressive hybridization. John Wiley and sons. New York and London.

Anderson, E. 1952. a) Plants, man and life. Boston.

Anderson, E. 1952. b) Efficient and inefficient methods of measuring specific differences. Biostatistics Conference, Ames, Iowa.

Aravena, J.C. 1991. Análisis de la estructura y la flora de los bosques de Chiloé continental e insular. Tesis Magister, Fac. de Ciencias. U. de Chile.

Araya, B. y Millie, G. 1986. Guía de campo de las aves de Chile. 1ª edición. Edit. Universitaria.

Araya, I. 1982. Estudio de la variación local de la vegetación boscosa natural en el área de Cayutue (P.N. Vicente Pérez Rosales. Tesis, Fac. Cs. Agrarias, Vet. y Forestales, Esc. Cs. Forestales. U. de Chile.

Araya, S. y Avilés, G. 1981. Rebrote de arbustos afectados por el fuego en el matorral chileno. Anales Museo de Historia Natural (Valpo.) 14: 99-105.

Ardiles, R. y Maldonado, E. 1977. Contribución al estudio del bosque nativo perennifolio de la Cordillera de la Costa, en tres niveles altitudinales. Tesis, Fac. Cs. Forestales; U. Austral de Chile, Valdivia.

Armesto, J. y Figueroa, J. 1987. Stand structure and dynamics in the temperate rain forests of Chiloé Archipiélago, Chile. Journal of Biogeography 14, 367-376.

Armesto, J. y Fuentes, E.R. 1988. The species regeneration in a mid-elevation, temperate rain forest in Isla de Chiloe, Chile. Vegetatio 74: 151-159.

Armesto, J. y Gutiérrez, J. 1978. El efecto del fuego en la estructura de la vegetación de Chile Central. An. del Museo de Hist. Nat. N° 11.

Armesto, J. y Gutiérrez, J. 1980. Aplicación de algunas técnicas de muestreo en el análisis de la vegetación de Chile Central. Arch. Biol, Med. Exp. 13: 403-412.

Armesto, J. y Martínez, J.A. 1978. Relations between vegetation structure and slope aspect in the mediterranean region of Chile. J. Ecol., 66: 881-889.

Armesto, J.J. y Pickett, S. 1985. A mechanistic approach to the study of succession in the Chilean matorral. Revista Chilena de Historia Natural 58: 9-17.

Armesto, J.J. y Rozzi, R. 1989. Seed dispersal syndromes in the rain forest of Chiloe: evidence for the importance of biotic dispersal in a temperate rain forest. Journal of Biogeography 16: 219-226.

Armesto, J.J., Cassasa, I. y Dollenz, O. 1991. Age structure and dynamics of patagonian Nothofagus forests. En prep.

Armesto, J., Gutiérrez, J.R. y Martínez, J.A. 1979. Las comunidades vegetales de la región mediterránea de Chile: Distribución de especies y formas de vida en un gradiente de aridez. Medio Ambiente (Chile), 4, 62-70.

ARMESTO, J., ROZZI, R., MIRANDA, P. y SABAG, C. 1987. Interacciones planta frugívoro en bosques templados de Sudamérica. Revista Chilena Historia Natural 60: 321-336.

ARROYO, M., ARMESTO, J. y PRIMACK, R. 1983. Tendencias altitudinales y latitudinales en mecanismos de polinización en la zona andina de los Andes templados de Sudamérica. Revista Chilena de Historia Natural 56: 159-180.

ASHWORTH, A., MARKGRAF, V. y VILLAGRÁN, C. 1991. Late Quaternary climatic history of the Chilean Channels based on fossil pollen and beetle analyses, with an analysis of the modern vegetation and pollen rain. Journal os Quaternary Science 6 (4): 279-291.

AUER, V. 1949. Historia de los bosques fuegopatagónicos. Asociación Forestal Argentina, Bs. As.

AUER, V. 1951. Consideraciones científicas sobre la conservación de los recursos naturales de la Patagonia. IDIA. IV, 40-4: 1-39.

AUER, V. 1960. The Quaternary history of Fuego-Patagonia. Proc. Roy. Soc. B, Vol. 152, 507-516.

AUER, V. 1966. Climatic variations in Fuego-Patagonia. Climatic variations in the Pacific Area, Bishop Museum Press, Hawaii.

ÁVILA, G., RIVERA, O y MONTENEGRO, G. 1978. Estudio morfológico en raíces de algunos arbustos del matorral chileno. Medio Ambiente 3: 31-39.

BAKER, F.S. 1950. Principles os Silviculture. Mc Graw-Hill Book Company, Inc. New York.

BAKER, H.G. 1953. Race formation and reproductive method in flowering plants. In: Symp. Soc. Exp. Biol. 7, 114-145.

BAKER, H.G. 1972. Seed weight in relation to environmental conditions in California. Ecology 53: 997-1010.

BALHARRY, C. 1984. Estudio de la estructura y composición de los renovales de Canelo (Drimys winteri Forst.) en el fundo Lenca (X Región). Tesis, Fac. de Cs. Forestales U. de Chile, Stgo.

BANNISTER, M.H. 1965. Variation in the breeding system of *Pinus radiata*. In: Genetics of Colonizing species, pg. 353-374 (Barber, H.G., Stebbing, G.L., Eds.). New York, London: Academic Press.

BARASORDA, M. 1977. Estudio de distribución horizontal y densidad en bosques de *Nothofagus glauca* (Phil.). Krasser. Tesis Fac. de Cs. Forestales. U. de Chile.

BARBER, H. y JACKSON, W. 1957. Natural selection in action in Eucalyptus. Nature, Vol. 179.

BECKER, J. 1981. Estudio de producción de litter en bosques latifoliados del sur de Chile. Tesis, Fac. de Ing. Forestal, U. Austral de Chile.

BENEDETTO, A. y GIUSTI, O. 1977. Estudio comparativo en la fertilidad de suelo de bosque nativo, bajo dos condiciones diferentes, en base a su composición microflorística para la XII Región. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

BENOIT, I. 1990. Libro rojo de la flora terrestre de Chile. Santiago, Chile. CONAF. 157 pp.

BENNET, E. 1964. Historical perspectives in genecology. Scott. Plant. Bred. Stat. Rec., 49-115.

BENSON, L., PHILLIPS, E.A. y WILDER, P.A. 1967. Evolutionary sorting of characters in a hybrid swarm. I. Direction of slope. Amer. Jour. Bot. 54: 1017-1026.

BERNATH, E. 1940. Las hayas australes o antárticas de Chile. Ercilla, S.A., Stgo., Chile.

BERNINGER, O. 1929. Wald und offenes Land in Sudchile seit der spanischen. Eroberung. Geogr. Abh, Stuttgart 3: 1-130.

BILLINGS, R.F. 1969. La polilla del brote, un insecto foráneo, plaga potencial del Pino Insigne. El Forestal Nº 3. SAG. Chile.

BILLINGS, R.F. y HOLSTEN, E.A. 1969. Progreso realizado en la investigación de insectos forestales de Pino Insigne (Dic. 1967- ago. 1969). Div. For. SAG. Est. Exp. Agr. U. de Chile, Cuerpo de Paz de EE.UU.

BILLINGS, R.F. y HOLSTEN, E.A. 1972. Insectos asociados a las plantaciones de Pinus radiata en Chile. Turnalba 22, Nº 1.

BONINSEGNA, J. y HOLMES, R. 1990. Descripción de un relicto de *Austrocedrus chilensis* en Huinganco (Pvcia. de Neuquén). Dendron, año 2, Nº 5.

BOTTI, C. y CABELLO, A. 1987. Estudio morfo-anatómico de flores, frutos y semillas de *Drimys winteri* Forst. (Canelo). Santiago, Chile. Ciencias Forestales 5 (1): 31-42.

BRAUN-BLANQUET, J. 1932. Plant sociology. (Transl. by Fuller, G.D., and H.S. Conard) 322 pp.

BRADSHAW, A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. Adv. Gen. 13, 115-155.

BRAY, J.R. 1956. Gap phase replacement in maple-basswood forest. Ecology, 37, 598-600.

BROKAW, N.V.L., 1982. Treefalls: frequency, timing and consequences. In: Leigh Jr., E.G., Rand, A.S. and Windsor, D.M. (eds.). The ecology of a tropical forest: seasonal rhythms and long-term changes, pp. 101-108. Smithsonian Institution Press, Washington D.C.

BROKAW, N.V.L. 1985. Treefalls, regrowth and community structure in tropical forests. In: Pickett, S.T.A. and White, P.S. (eds), The ecology of natural disturbance and patch dynamics, pp. 53-69, Academic Press, New York.

BROWN, R.T. y CURTIS, J.T. 1952. The upland conifer-hardwood forest of northern Wisconsin. Ecol. Monogr. 22: 217-234.

Bruggen, J. 1948. La expansión del bosque en el sur de Chile en la época post-glacial, Rvta. Universitaria Nº 33. Stgo. de Chile.

Brun, R. 1975. Estructura y potencialidad de distintos tipos de bosque nativo en el sur de Chile. Bosque 1 (1): 6-17.

Burschel, P., Gallegos, C., Martínez, O y Moll, W. 1976. Composición y dinámica regenerativa de un bosque virgen mixto de raulí y coigüe. Bosque 1 (2): 55-74.

Burns, B.R. 1991. The regeneration dynamics of *Araucaria araucana*. PhD Thesis Dept. of Geography. Univ. of Colorado, Boulder.

Butin, H. 1969. Studiein zur Morphologie und Biologie von Micronegeria fagi Diet et Nog. Phytophalh. Z. 64: 242-257.

Cabello, A. 1979. Estudio anatómico y de germinación en Litre (*Lithraea caustica* (Mol.) H. et Arn.). Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

Cain, S.A. 1947. Characteristics of natural areas and factors in their development of vegetation. Carnegie Institution Washington Publication 242.

Cajander, A.K. 1926. The theory of forest types. Acta For. Fenn. 29.

Callahan, R.Z. y Liddewet, A.R. 1961. Altitudinal variation at 20 years in Ponderosa and Jeffrey pines. J. For. 59: 814-820.

Campos, H. 1987. Mamíferos terrestres de Chile. Marisa Cuneo Ediciones.

Carrillo, L.R. 1989. Relación Lluvia de polen vegetación en la Cordillera de Piuchue, Isla Grande de Chiloé. Tesis Mag. en Ciencias con mención en Botánica, Escuela de Graduados U. Austral de Chile.

Carrillo, R. y Cerda, L. 1987. Zoofitófagos en *Nothofagus* chilenos. Bosque 8 (2): 99-103.

Casassa, I. 1986. Estudio demográfico y florístico de los bosques de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. en Chile Central. Tesis, Fac. de Cs. U. de Chile.

Casertano, B. 1963. General characteristics of active andean volcanoes and a summary of their activities during recent centuries.

Castro, H., Cerda, J.P., Neculman, M., Palacios, M., Sepúlveda, E., Soto, D., Torres, G., Ulloa, R. y Vergara, P. 1991. Defoliación del palote (*Bacunculos phyllopus*) y características del agente causal. Seminario. Parte I. Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Cavieres, A. 1987. Estudio de crecimiento de *Araucaria araucana* (Mol.) C. Koch en un bosque virgen de Araucaria-Lenga. Tesis, Esc. Cs. Forestales, Fac. de Cs. Agrarias y Forestales, U. de Chile.

Cavieres, A. y Mieres, G. 1979. Caracterización de las comunidades de *Austrocedrus chilensis* (D. Don.) Florin et Boutelje y *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst var. macrocarpa en las Sierras de Bellavista. Informe, Fac. Cs. Forestales, U. de Chile.

Cavieres, A. y Lara, A. 1983. La destrucción del bosque nativo para ser reemplazado por plantaciones de Pino Insigne: evaluación y proposiciones. Com. Inv. Forestal CODEFF. Informe Técnico Nº 1.

Chesney, L., Donoso, C. y Puente, M. (Manuscrito no publicado). Estudios vegetacionales en la Cordillera de Curicó.

Christensen, N.L. y Peat, R.K. 1984. Convergence during secondary forest succession. Journal of Ecology, 72: 25-36.

Churchill, E.C. y Hanson, H.C. 1958. The concept of climax in arctic and alpine vegetation. Bot. Rev. 24: 127-191.

Cisternas, J.C. 1989. Caracterización de renovales de roble-raulí-coigüe en la Cordillera de Nahuelbuta, Provincia de Arauco, Octava Región. Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Clark, P.J. y Evans, F.C. 1954. Distance to nearest neighbour as a measure of spatial relationships in populations. Ecology, Vol. 35, Nº 4.

Clarke, G.L. 1963. Elementos de Ecología. Ediciones Omega, Barcelona.

Clausen, J. 1964. Population studies of alpina and subalpina races of conifers and willows in the California High Sierra Nevada. Evolution 19: 56-68.

Clausen, J. Keck, D.D. y Hiesey, W.M. 1940. Experimental studies on the nature of plant species. In: The Effect of Varied Environments in Western North American Plants. Washington: Carnegie Inst. Publ. Nº 520.

Clausen, J. y Hiesey, W.M. 1959. Balance between coherence and variation in evolution. Science 130, 1413-1414.

Clements, F.E. 1916. Plant Succession: An Analysis of the Development of Vegetation. Cornegie Inst. Washington Publ. Nº 242, 3-4.

Clements, F.E. 1928. Plant Succession and indicators. H.G. Wilson Co., New York (pp. 8-31).

Clements, F.E. 1936. Nature and Structure of the Climax. J. Ecol. 24: 552-584.

Colinvaux, P. 1973. Introduction to Ecology. John Wiley and Sons, Inc.

Connell, J. y Slatyer, R. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. The American Naturalist, Vol. 111, Nº 982: 1119-1144.

Contreras, H., Borgel, R., Quezada, M., Bitterlich, W., Toro, J. y Giusti, O. 1975. Informe de la primera etapa del proyecto sobre reforestación de la precordillera patagónica. Talleres gráficos Fac. de Agron. y Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile, Stgo.

COOPER, C.F. 1913. The climax forest of Isle Royale Lake Superior, and its development. Bot. Gaz. 55: 144: 115-140; 189-235.

COOPER, W.S. 1923. The Recent Ecological History of Glacier Bay, Alaska: II. The Present Vegetation Cycle Ecology 4 (3): 223-246.

CORTÉS, M. 1990. Estructura y dinámica de los bosques de Alerce (*Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnston) en la Cordillera de la Costa de la provincia de Valdivia. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

CORREA, A., ARMESTO, J., SCHLATTER, R., ROZZI, R. y TORRES-MURA, J. 1990. La dieta del chucao (*Scelorchilus rubecula*), un Passeriforme terrícola endémico del bosque templado húmedo de Sudamérica austral. Revista Chilena de Historia Natural 63: 197-202.

CORVALÁN, J. 1965. Geología general. En: Geografía Económica de Chile. Corporación de Fomento de la Producción (CORFO).

CORVALÁN, P. 1977. Estudio preliminar de crecimientos en algunos renovales de la Isla Grande de Chiloé. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile, Stgo.

CORVALÁN, P. 1986. Informe de Avance: "El canelo: una alternativa de desarrollo para la X Región". Stgo., Ministerio de Agricultura - U. de Chile.

COTTAM, G. y CURTIS, J.T. 1956. The use of distance measures in phytosociological sampling. Ecology 37: 451-460.

COTTASA, G. 1949. The phytosociology of an oak wood in southwestern Wisconsin. Ecology 30: 271-287.

COWLES, H.C. 1899. The ecological relations of the vegetation on the Sand Dunes of Lake Michigan. Bot. Gaz. 27: 95-117, 167-202, 281-308, 361-391.

COWLES, H.C. 1901. The Physiographic Ecology of Chicago and Vicinity; A Study of the Origin, Development and Classification of Plant Societies. Bot. Gaz. 31 (3): 170-177.

COZZO, D. 1967. Los bosques espontáneos de la Argentina. Cap. II. La Argentina Forestal. Ed. Universidad de Bs. As. (Endeba).

CRAFTON, W.M. y WELLS, B.W. 1934. The Old Field Prisere: an ecological study. Reprinted from Elisha Mitchell Sci. Soc. J. 50: 225-246. In: Golley, F. Ecol. Succession Dowden, Hutchinson and Ross Inc.

CROCKER, R.L. y MAJOR, J. 1955. Soil development in relation to vegetation and surface age at Glacier Bay, Alaska. J. Ecol. 43: 427-448.

CRUZ, C. 1981. Ciclo biológico del microlepidóptero perforador de semilla de Raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst). Tesis Ing. Forestal, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

CRUZ, G. y LARA, A. 1981. Tipificación, cambio de estructura y normas de manejo para Ciprés de las Guaitecas (*Pilgerodendron uvifera* (D. Don) Florin.). en la Isla Grande de Chiloé. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile, Stgo.

CUNILL, P. 1970. Factores en la destrucción del paisaje chileno: recolección, caza y tala coloniales. Informaciones Geográficas 1: 235-264.

CURTIS, J.T. 1959. The vegetation of Wisconsin. University of Wisconsin Press, Madison.

CURTIS, J.T. y MC INTOSH, R.P. 1951. An upland forest continuum in the praire-forest border region of Wisconsin. Ecology 32: 476-496.

DANIEL, T.W., MEYER, R.L. y MOORE, R.R. 1979. Reineke's stand density index in tubular form in English and metric units with its application. Utah Agric. Exp. Sta. Res. Papee 37.

DANIEL, T., HELMS, J. y BAKER, F. 1982. Principios de Silvicultura. Mc Graw - Hill Co. Inc., México.

DANSEREAU, P. 1957. Biogeography. An ecological perspective. Ronal Press Company. New York.

DANSEREAU, P. 1957. The grading of dispersal types communities and their ecological significance. Inst. Botanique de la Université de Montreal. Canadá.

DARLINGTON, C.D. 1958. Evolution of Genetic Systems, 2n ed. Edinburgh: Oliver and Boyd.

DAUBENMIRE, R. 1968. Plant communities. New York, Evanston, London: Harper and Row.

DAUBENMIRE, R.I. 1974. Plants and environment: A textbook of plant Autecology, 2nd ed. John Wiley and Sons, New York, 422 p. 3rd ed.

DAUBENMIRE, R. y DAUBENMIRE, J.B. 1967. Forest Vegetation of Eastern Washington and Northern Idaho. Technical Bulletin 60. Washington Agricultural Experiment Station.

DELGADO, C. 1986. Caracterización de un renoval de Coigüe (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst.) en el sector Laguna Pedro Aguirre Cerda - Monte Picaflor, XI Región de Aysén. Fac. de Cs. Agropecuarias y Forestales, U. de Concepción.

DELMASTRO, R., DÍAZ-VAZ, J.E. y SCHLATTER, J.E. 1982. Variabilidad de las características hereditarias del *Pinus radiata* (D. Don.). Documento de Trabajo Nº 43. FO: DP/CHI/76/003.

DELMASTRO, R. y DONOSO, C. 1980. Review of distribution, variation and utilization of gene resources of *Araucaria araucana* (Mol.) Koch in Chile. Simpósio IUFRO em melhoramiento genético e productividade de Espécies florestais de rápido crescimento.

DEZZOTI, A. y SANCHOLUZ, 1991. a) Los bosques de *Austrocedrus chilensis* en Argentina: ubicación, es-tructura y crecimiento. Bosque. 12(2) 43-52.

DEZZOTI, A y SANCHOLUZ, L. En prensa. b) Distribución y abundancia de *Austrocedrus chilensis* durante el siglo veinte en Argentina. Revista Chilena de Historia Natural.

Dimitri, M. 1964. Los procesos de sucesión y zonación vegetal en los bosques de montaña. Anales de Parques Nacionales, Tomo X-Entrega Primera.

Dobzhansky, T. 1968. Adaptedness and fitness. In: Richard C. Lewontin (ed.), Population Biology and Evolution, Syracuse Univ. Press, Syracuse, New York.

Dollenz, O. 1980. Estudios fitosociológicos en el Archipiélago Cabo de Hornos. I. Relevamientos en caleta Lientur, isla Wollaston y surgidero Pomanche, isla Bayly. Ans. Inst. Pat., Punta Arenas (Chile), 11.

Dollenz, O. 1981. a) Catálogo de las plantas vasculares de la reserva forestal Magallanes. I. Lista preliminar correspondiente al área del Cerro Mirador y río de Las Minas. Ans. Inst. Pat., Punta Arenas (Chile), 12: 205-212.

Dollenz, O. 1981. b) Estudios fitosociológicos en el Archipiélago Cabo de Hornos. II. Relevamiento en la Isla Hornos. Ans. Inst. Pat., Punta Arenas (Chile), 12.

Dollenz, O. 1982. Estudios fitosociológicos en el archipiélago Cabo de Hornos. III. Relevamientos en la Isla Deceit. Ans. Inst. Pat. Punta Arenas (Chile) 13.

Domeyko, I. 1850. Exploración de lagunas de Llanquihue y Pichilaguna, volcanes de Osorno i de Calbuco, Cordillera de Nahuelhuapi. Anal. U. de Chile, 7, pp. 163-166.

Donat, A. 1930. Contribución al conocimiento de la Flora de la Patagonia Oriental. Darwiniana 2, Bs. As.

Donoso, C. 1972. Análisis taxonómico y de distribución de las especies caducifolias del género *Nothofagus* en la zona austral de Chile. Tesis Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

Donoso, C. 1975. a) Distribución ecológica de las especies de *Nothofagus* de la zona mesomórfica. Bol. Tecn. Nº 33, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

Donoso, C. 1975. b) Variabilidad de las poblaciones de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. en su área de distribución geográfica. Bol. Técn. Nº 32, Fac. de Cs. Forestales, Univ. de Chile.

Donoso, C. 1975. c) Aspectos de la fenología y germinación de las especies de *Nothofagus* de la zona mesomórfica. Bol. Técn., Nº 34, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

Donoso, C. 1978. Relaciones vegetación-altitud y exposición de la formación forestal. "Bosque Andino Abierto" en el área de Bullileo. Boletín Técnico Nº 54, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

Donoso, C. 1979. a) Genecological differentiation in *Nothofagus obliqua* (Mirb. Oerst. in Chile). Forest Ecology and Management, 2: 53-66.

Donoso, C. 1979. b) Variación y tipos de diferenciación en poblaciones de Roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst.). Bosque 3 (1): 1-14.

Donoso, C. 1981. a) Ecología Forestal. El bosque y su medio ambiente. Editorial Universitaria.

Donoso, C. 1981. b) Tipos Forestales de los Bosques Nativos de Chile. Documento de Trabajo Nº 38. Investigación y Desarrollo Forestal (CONAF, PNUD-FAO)) (Publicación FAO Chile).

Donoso, C. 1982. Reseña ecológica de los bosques mediterráneos de Chile. Bosque 4 (2): 117-146.

Donoso, C. 1983. Modificaciones del paisaje forestal chileno a lo largo de la historia. En: Simposium Desarrollo y Perspectivas de las Disciplinas Forestales de la Univ. Austral de Chile. 365-438.

Donoso, C. 1987. a) Variación Natural en especies de *Nothofagus* en Chile. Bosque 8 (2): 85-97.

Donoso, C. 1987. b) La situación del bosque de Coigüe, Raulí y Roble en la reserva forestal, Parque Nacional Lanín, Rep. Argentina. Programa de Intercambio Técnico. Proyecto FAO PNUMA.

Donoso, C. 1989. a) La Silvicultura desde la perspectiva ecológica-conservacionista. Bosque 10 (1): 3-7.

Donoso, C. 1989. b) Antecedentes básicos para la silvicultura del tipo forestal siempreverde. Bosque 10 (1): 37-53.

Donoso, C. 1989. c) Regeneración y crecimiento en el tipo forestal siempreverde costero y andino tras distintos tratamientos silviculturales. Bosque 10 (2): 69-83.

Donoso, C. 1989. d) Los renovales de Chile. Suplemento Nº 2. Bol. Informativo CORMA.

Donoso, C. 1993. Producción de semilla y hojarasca en Alerce (*Fitzroya cupressoides*) de la Cordillera de la Costa de Valdivia. Revista Chilena de Historia Natural, Vol. 66:53-64.

Donoso, C. y Atienza, J. 1983. Hibridación Natural entre especies de *Nothofagus* siempreverdes en Chile. Bosque 5 (1): 21-34.

Donoso, C. y Atienza, J. 1984. Hibridación natural entre *N. betuloides* (Mirb.) Oerst. y *N. nitida* (Phil.) Krasser. Medio Ambiente, Vol. 7 (1): 9-16.

Donoso, C. y Landaeta, E. 1984. Ruil *(Nothofagus alessandrii)*, a threatened Chilean Tree Species. Environmental Conservation. Vol. 10 (2).

Donoso, C. y Landrum, L. 1976. *Nothofagus leoni* hibridación e introgresión en poblaciones de *N. obliqua* y *N. glauca*. Bol. Técn. Nº 36, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

Donoso, C. y Landrum, L.R. 1979. *Nothofagus leoni* Espinosa, a natural hybrid between *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. and *Nothofagus glauca* (Phil.)

Krasser. New Zealand Journal of Botany. Vol. N° 1, 17: 353-360.

Donoso, C. y Wendler, J. 1985. Antecedentes morfológicos y genecológicos de *Maytenus boaria*. Bosque 6 (2): 93-99.

Donoso, C., Cortés, M. y Soto, L. 1980. Antecedentes sobre semillas y germinación de Alerce, Ciprés de la Guaitecas, Ciprés de la Cordillera y Tineo. Bosque 3 (2): 96-100.

Donoso, C., Escobar, B. y Urrutia, J. 1985. Estructura y estrategias regenerativas de un bosque virgen de Ulmo (*Eucryphia cordifolia* Cav.)- Tepa (*Laurelia philippiana* Phil.) Looser en Chiloé, Chile. Revista Chilena de Historia Natural 58: 171-186.

Donoso, C., Escobar, B. y Cortés, M. 1991. a) Técnicas de vivero y plantaciones para Coigüe *(Nothofagus dombeyi)*. Doc. Técnico N° 55. Chile Forestal.

Donoso, C., Escobar, B. y Cortés, M. 1991. b) Técnicas de vivero y plantaciones para Raulí *(Nothofagus alpina)*. Doc. Técnico N° 53. Chile Forestal.

Donoso, C., Grez, R. y Sandoval, V. 1990. a) Caracterización del tipo forestal Alerce. Bosque 11 (1): 11-20.

Donoso, C., Morales, R. y Deus, R. 1983. Estudio de regeneración natural del tipo forestal siempreverde en el bosque nativo. Etapa de instalación de ensayos. Informe de convenio N° 55. Odepa / U. Austral de Chile.

Donoso, C., Morales, J. y Romero, M. 1990. Hibridación natural entre Roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst.) y Raulí (*N. alpina* (Poepp. y Endl.) Oerst.) en bosques del sur de Chile. Revista Chilena de Historia Natural 63: 49-60.

Donoso, C., Sandoval, V. y Grez, R. 1990. b) Silvicultura de los bosques de *Fitzroya cupressoides*. ¿Ficción o Realidad? Bosque 11 (1): 57-67.

Donoso, C., Cortés, M., González, C. y Hernández, M. Sin publicar. Caracterización de dos comunidades con *Araucaria enana*.

Donoso, C., Deus, R., Cockbaine, J.C. y Castillo, H. 1985. Variaciones estructurales del tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa. Bosque 7 (1): 17-35.

Donoso, C., Grez, R., Escobar, B. y Real, P. 1984. b) Estructura y dinámica de bosques del tipo forestal siempreverde en un sector de Chiloé Insular. Bosque 5 (2): 82-104.

Donoso, C., Sandoval, V., Grez, R. y Rodríguez, J. 1993. Dynamics of *Fitzroya cupressoides* forests in southern Chile. Journal of Vegetation Science 4: 303-312.

Donoso, C., Gerding, V., Olivares, B., Real, P., Sandoval, V., Schlatter, R. y Schlegel, F. 1984. a) Antecedentes para el manejo del bosque nativo de Forestal Arauco (Sector Cordillera de Nahuelbuta). Proyecto Forestal Arauco - U. Austral de Chile. Informe de Convenio N° 74, 183 pp.

Donoso, C., Grez, R., Sandoval, V., Juacida, R., Gayoso, R. y Núñez, P. 1987. Zonificación, caracterización y subtipificación del tipo forestal Alerce. Proyecto de Manejo del tipo forestal Alerce. Informe de Convenio N° 115. Serie Técnica, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Donoso, C., Rodríguez, J., Durán, J.C., Barría, G. y Gándara, J. Sin publicar. Aspectos ecológicos de los bosques de Roble de altura del tipo Roble-Hualo.

Donoso, P. 1988. a) Caracterización y proposiciones silviculturales para comunidades de Roble *(Nothofagus obliqua)* y Raulí *(Nothofagus alpina)* en el área de protección "Radal 7 tazas", VII Región. Bosque 9 (2): 103-114.

Donoso, P. 1988. b) Caracterización, crecimiento y proposiciones silviculturales para comunidades de *Nothofagus* en el área de protección "Radal 7 tazas", VII Región. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Donoso, P., Donoso, C., Sandoval, V. 1993. Caracterización y crecimiento de renovales de Roble y Raulí en su distribución latitudinal en Chile-Bosque. 14:37-56.

Drury, W.H. y Nisbet, I.C.T. 1973. Succession. J. Arnold arbor. 54 (3): 331-368.

Duarte, A. 1984. Estudio de la vegetación y acción antrópica de las canchas de sky de Antillanca (Osorno-Chile). Tesis, Fac. de Cs. Forestales, Univ. Austral de Chile, Valdivia.

Egler, F.E. 1947. Arid southeast Oahu vegetation. Hawaii. Ecol. Monogr. 17: 383-435.

Elizalde, R. 1970. La sobrevivencia de Chile. Ministerio de Agricultura. El Escudo Impresores Ltda. Stgo. de Chile.

Ellenberg, H. 1953. Physiologisches und ökologisches Nerhalten derselben Pflanzenarten. Ber. Deutsch. Bo. Ges. 65: 350-361.

Ellenberg, H. y Mueller-Dombois, D. 1967. Tentative physiognomic-ecological classification of plant formations on earth. Ber. geobot. Inst. ETH, Stiftg. Rübel, Zürich, 37: 21-55 (Republished 1969 as UNESCO report SC/WS/269 in slightly modified form, entitled "A framework for a classification of world vegetation", Paris, 26 p. Finalist UNESCO publication 1973. International classification and mapping of vegetation. Ecology and conservation series, N° 6, 93 p. and chart with map symbols).

Engler, A. 1908. Tatsachen, Hypothesen und Irrtumer auf dem Gebiete der samenprovenienz-Frage. Forstwissenschaftliches. Centralbatt 30: 295-314.

Eskuche, U. 1973. Estudios fitosociológicos en el norte de Patagonia. I. Investigación de algunos factores de ambiente en comunidades de bosque y de chaparral. Phytocoenología, 1: 64-113.

ESPINOSA, M. 1972. Alcances sobre las condiciones de luz como factor importante en la regeneración natural del bosque tipo Raulí (*Nothofagus alpina* Poepp. et Endl, Krasser) y Coigüe (*N. dombeyi* Mirb. Oerst.). Tesis, Fac. de Ing. Forestal, U. Austral de Chile.

FAEGRI, K. y VAN DER PIJL, L. 1966. The Principles of Pollination Ecology. Oxford: Pergamon.

FERRIERE, A. 1982. Distribución, flora y ecología de los bosques pantanosos de mirtáceas en la región de Los Lagos, Chile. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

FIELDING, J.M. 1966. The seasonal course of height growth and development of *Pinus radiata*. Aust. For. Res., 2 (1): 46-50.

FORD, E.D. 1975. Competition and stand structure in some even-aged plant monocultures. J. Ecol. 63: 311-333.

FOSBERG, F.R. 1961. A classification of vegetation for general purposes. Trop. Ecol. 2: 1-28. (Republished in modified form in G.F. Peterken, 1967). Guide to the neck sheet for IBP areas. IBP Handbook Nº 4. Blackwell Scientific Publications, Oxford and Edinburgh, p. 73-120.

FRANKLIN, D.A. 1981. A silvicultural Regime for Dense beech regeneration. What's new in forest research Nº 98. (Article based on the work of D.A. Franklin).

FRENGELLI, I. 1941. Rasgos principales de la fitografía argentina. Rev. Mus. La Plata.

FUENTES, E. y ESPINOZA, G. 1986. Resilience of central Chile shrublands: a vulcanism-related hypothesis. Interciencia Vol, 11, Nº 4.

FUENTES, E. y HAJEK, E. 1979. Patterns of Landscape Modifications in Relation to Agricultural Practice in Central Chile. Environmental Conservation, Vol. 6, Nº 4.

FUENTES, E., AVILÉS, R y SEGURA, A. 1989. Landscape change under indirect effects of human use: The Savanna of Central Chile. Landscape Ecology Vol. 2 Nº 2, pp. 73-80.

FUENTES, E., JAKSIC, F. y SIMONETTI, J. 1983. European rabbits versus native rodents in Central Chile: effects of shrub seedlings. Oecologia (Berlín) 58: 411-414.

FUENTES, E., HOFFMANN, A., POIANI, A. y ALLIENDE, M. 1986. Vegetation change in large clearings patterns in the Chilean Matorral. Oecologia (Berlín) 68: 358-366.

FUENTES, E.R., OTAÍZA, R.D., ALLIENDE, M.C., HOFFMANN, A. y POIANI, A. 1984. Shrubclumps of the Chilean matorral vegetation: structure and posible maintenance mechanisms. Oecologia (Berlín) 62: 405-411.

FUENZALIDA, E. 1965. Geografía económica de Chile (Biogeografía). Texto refundido, CORFO, 228-267.

GAJARDO, R. 1976. Informe Forestal. Vegetación de la Región de Alto Palena y Chaitén. Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile (mimeografiado).

GAJARDO, R. 1980. La vegetación chilena. U. de Chile, Fac. de Cs. Forestales. (Mimeografiado).

GAJARDO, R. 1983. Sistema básico de clasificación de la vegetación nativa chilena. U. de Chile. Dep. de Silvicultura y Manejo/Corporación Nacional Forestal 319 pp.

GAJARDO, R. 1990. Descripción de los bosques esclerófilos y espinosos. Apuntes docentes Nº 3, Fac. de Cs. Agrarias y Forestales, U. de Chile.

GAJARDO, R. y SERRA, M.T. 1979. Composición florística del sotobosque del tipo Raulí en un gradiente altitudinal. Ciencias Forestales, Vol. 1, Nº 3.

GALLOPIN, G.G. 1978. Estudio ecológico integrado de la Cuenca del río Manso Superior (Río Negro, Argentina). I. Descripción general de la cuenca. Anales Parques Nacionales (Argentina), XIV: 161-230.

GARRIDO, R y LANDAETA, E. 1983. Algunos antecedentes sobre el Ruil (*Nothofagus alessandrii* Espinosa). Ciencias Forestales Vol. 3, Nº 1.

GARRIDO, F., URZÚA, A. y BLANCO, S. 1983. Catastro del tipo Alerce. U. de Chile, Fac. de Cs. Agrarias, Veterinarias y Forestales. Trabajo realizado por mandato de la Corporación Nacional Forestal, Stgo.

GAUSE, G.F. 1934. The Struggle for Existence. Baltimore: Williams y Wilkins.

GILIBERTO, J. y ESTAY, H. 1978. Seasonal water stress in some Chilean matorral shrubs. Bot. Gaz., 139: 236-240.

GLEASON, H.A. 1926. The individualistic concept of the plant association. Torrey Bot. Club 53: 7-26.

GLEASON, H.A. 1939. The individualistic concept of the plant association. Amer. Midl. Natur. 21: 92-110.

GODLEY, E.J. y MOAR, N.T. 1973. Vegetation and pollen Analysis of two Bogs on Chiloe. New Zeland Journal of Botany 11: 255-268.

GOLLEY, F. 1977. Ecological succession. Benchmark Papers in Ecology. V.s. Dowden, Hutchinson and Ross, Inc. Pennsylvania.

GOLOWASH, J., KALIN, M., VILLAGRÁN, C. y ARMESTO, J. 1982. Características demográficas de una población de *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Blume var. macrocarpa DC. en el cerro El Roble (33º Lat. S) en Chile. Bol. Mus. Nac. Hist. Nat. Chile, 39: 37-44.

GÓMEZ, H. 1976. Estimación de algunos componentes de la biomasa vegetal en *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

GRANT, V. 1971. Plant Speciation. Columbia University Press. New York and London, 1971.

GRANT, A. y GRANT, V. 1956. Genetic and taxonomic studies in Gilia. The Cobwebby Gilias. Aliso 3: 203-287.

GREGOR, J. 1939. Experimental taxonomy. IV. Population differentiation in North American and European sea plantains allied to Plantago maritima L. New Phytol. 38: 293-322.

GREGOR, J. 1946. Ecotypic differentiation. New. Phytol., 45: 254-270.

GREGOR, J. y WATSON, p. 1961. Ecotypic differentiation: observations and reflections. Evolution 13: 166-173.

GREZ, R., REAL, P. y SANDOVAL, V. 1982. Bases técnicas de los tratamientos silvícolas para la regeneración y utilización de los bosques de la Zona Costera de Aysén. II. Reconocimiento Sector Canal Costa, Fiordo Quintalco y Golfo Elefantes. Informe de Convenio Nº 57, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

GRIEG-SMITH, P. 1964. Quantitative Plant Ecology, 2nd ed. Butterworths, London. 1st ed. 1957.

GRIEG-SMITH, P. 1979. Pattern in vegetation. Journal of Ecology 67: 755-779.

GRISEBACH, A. 1872. Die Vegetation der Erde nach ihrer Klimatirdren Anordung. Engelmann, Leipzig.

GRUBB, P.J. 1987. The maintenance of species-richness in plant communities: the importance of regeneration. Biol. Rev.: 107-145.

GUNCKEL, L.H. 1948. La floración de la quila y del colihue en la Araucanía. Cienc. Invest. 4: 91-95.

GUNCKEL, G. 1980. Estudio de desarrollo y rendimiento de Canelo en el sector de Corral, Cordillera de la Costa, provincia de Valdivia. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile, Valdivia.

GUTIÉRREZ, J.R. y FUENTES, E.R. 1979. Evidence for intraspecific competition in the Acacia caven (Leguminosae) savanna of Chile. Oecol. Plant., 14 (2), pp. 149-156.

GUTIÉRREZ, J.R. y ARMESTO, J. 1981. El rol del ganado en la dispersión de las semillas de *Acacia caven* (Leguminosae). Ciencia e Investigación Agraria 8: 3-8.

GUTIÉRREZ, R. 1984. Estudio comparativo de la redistribución de las precipitaciones entre rodales de los tipos forestales Siempreverde y Alerce. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

HABECK, J.R. 1958. White cedar ecotypes in Wisconsin. Ecology 39: 457-463.

HALLER, J.R. 1959. Factors affecting the distribution of ponderosa pine and jeffreyi pine in California. Medrono 15, 65-71.

HAMRICK, J.L. y LIBBY, W.J. 1972. Variation and selection in western U.b. Montana species. I. White fir. Silvae Genetics 24.

HANES, T.L. 1971. Succession after fire in the Chaparral of Southern California. Ecological Monographs 41: 27-52.

HANSON, H. 1962. Dictionary of Ecology. Philosophical Library, Inc. USA.

HARBERD, D.J. 1956. The within population variance in genecological trials. New Phytol. 56: 269-280.

HARPER, J.L. 1961. Approaches to the study of plant competition. In Mechanics in biological competition. Cambridge Univ. Press. Cambridge.

HARPER, J.L. 1977. Population Biology of Plants. Academic Press, London.

HARTMANN, H. y KESTER, D. 1975. Plant propagation principles and practices, 3rd ed. New Jersey, Prentice Hall, 662 pp.

HAUMAN, L. 1916. La forêt valdivienne et ses limites. Casa Jacobo Peuser ed. Fac. de Cs. Médicas de Bs. As. Nº 34.

HAVRYLENKO, M. 1989. El mal del Ciprés. Dendrón 1 (2).

HAWLEY, R.C., SMITH, D.M. 1972. Silvicultura Práctica. Ediciones Omega, S.A., Barcelona.

HENRÍQUEZ, M. 1985. Estrategias regenerativas de *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. y *Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst. en el tipo forestal Coigüe-Raulí-Tepa en la Cordillera de los Andes, Provincia de Valdivia. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

HERNÁNDEZ, M. 1992. Análisis de la variación de dos poblaciones contiguas de *Drimys winteri* (Forst.) en la precordillera andina de la VII Región. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

HESLOP-HARRISON, J. 1959. Notes and comments. Variability and environment. Evolution 13, 145-147.

HESLOP-HARRISON, J. 1964. Forty Years of Genecology. Adv. Ecol. Research 2: 159-247.

HESLOP-HARRISON, J. 1967. New Concepts in Flowering-Plant Taxonomy. Harvard Univ. Press, Cambridge, Mass.

HEUSSER, C. 1964. Some pollen profiles from the Laguna de San Rafael Area, Chile. Reprinted from Ancient Pacific Floras. University of Hawaii Press, pp. 95-114.

HEUSSER, C.J. 1966. Polar hemispheric correlation: palynological evidence from Chile and the Pacific northwest of America. In: Proceedings of the International Symposium on World Climate from 8000 to 0 b.c., pp. 123-141.

HEUSSER, C. 1972. An additional postglacial pollen diagram from Patagonia Occidental. Pollen et Spores, Vol. 14 (2): 157-167.

HEUSSER, C. 1974. Vegetation and climate of the southern Chilean lake district during and since the last interglaciation. Quaternary Research 4, 290-315.

Heusser, C.J. 1983. Quaternary pollen record from Laguna de Tagua Tagua, Chile. Science 219, 1429-1432.

Heusser, C.J. 1989. Late Quaternary vegetation and climate of southern Tierra del Fuego. Quaternary Research 31: 396-406.

Heusser, C.J. 1990. Chilotan piedmont glacier in the southern Andes during the last glacial maximun. (Mimeografiado).

Heusser, C.J. 1990. Late-Glacial and Holocene vegetation of subantartic South America. Proceedings of the Seventh International Palynological Congress, Part II, 9-16.

Heusser, C.J., Rabassa, J., Brandani, A., Stuckenrath, R. 1988. Late-Holocene vegetation of the Andean Araucaria region. Province of Neuquén, Argentina. Mountain Research and Development 8 (1): 53-63.

Hett, J.M. y Loucks, O.L. 1976. Age structure models of balsam fir and eastern hemlock. J. Ecol., 64: 1029-1044.

Hibbs, D. 1982. Gap dynamics in a hemlock - hardwood forest. Can. J. For. Res. 12: 522-527.

Holdgate, M.W. 1961. Vegetation and soils in the south Chilean islands. Journal of Ecol. Vol. 49, N° 3.

Holsten, E., Eglitis, A. y Edelman, D. 1970. Suplemento. Progreso realizado en la investigación de insectos forestales de Pino insigne (agosto-69, agosto-70). Div. For. SAG. Est. Exp. Agr., U. de Chile, Cuerpo de Paz de EE.UU.

Hopkins, B. y Skellen, J.E. 1954. A new method for determining the type of distribution of plant individuals. Ann. Bot. Lond. N.S., 18: 213-227.

Hosseus, C.K. 1915. Las cañas de bambú en las cordilleras del sud. Boletín del Ministerio de Agricultura, Bs. As., 19: 195-208.

Hueck, K. 1978. Los bosques de Sud América: ecología, composición e importancia económica. Sociedad Alemana de Cooperación Técnica, Ltda. R.F. de Alemania.

Husch, B. 1963. Forest measuration and statistics. The Ronald Press Company. New York. USA.

Huxley, J. 1938. Clines: an auxiliary taxonomic principle. Nature, Vol. 142, N° 3587.

Ibarra, M. y Mourgues, V. 1976. Estudio de las relaciones entre los suelos y las asociaciones forestales de *Austrocedrus chilensis* (D. Don.) Florín ef. Boutelje y *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser en la precordillera de Parral. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

Ibarra, M. y Peralta, M. 1980. Relaciones suelo-asociación forestal en la cuenca de abastecimiento del embalse Digua. Boletín Técnico N° 62. Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile. INFOR-CORFO. 1984. Estadísticas Forestales 1984.

Innes, J.L. En preparación. Structure of evergreen temperate rain forest on the Taitao Peninsula, southern Chile. Forestry Commission. England.

Jenny, H. 1980. The soil resource; origin and behavior. New York, Springer-Verlag.

Johnson, A.W. y Goodall, J.D. 1967. The birds of Chile and adjacent regions of Argentina, Bolivia y Perú. Vol. 2. Platt Establecimientos Gráficos, S.A. Bs. As.

Kalela, E.K. 1941. Über die Holzcorten und die durch die Klimatischen Verhältnisse vesursachten Holzartenweschel in den Wäldern Ostpatagoniens. Ann. Acad. Scient. Fenn., Ser. A, IV, Biol. 2.

Kershaw, K.A. 1964. Quantitative and dynamic Ecology. American Elsevier Publishing Company, New York.

Knapp, R. 1974. Cyclic successions and ecosystem approaches in vegetation dynamics. In: R. Knapp (ed.) Vegetation dynamics. Dr. W. Junk. The Hague.

Knapp, R. 1974. Syndynamical analysis and conclusions by means of the present vegetation status, of earlier records and of repeated studies on permanent plots. Comparisons of Areas Settled by Plants since Periods of different Length. In: R. Knapp (ed.) Vegetation Dynamics. Dr. W. Junk. The Hague.

Koch, J. 1987. Condiciones para el establecimiento de regeneración natural de Alerce (*Fitzroya cupressoides* Mol. Johnston). X Región. Escuela de Cs. Forestales, Fac. de Cs. Agrarias y Forestales, U. de Chile.

Kozlowski, T.T. 1971. Growth and development of Trees. New York Academic Press, 443 p.

Krebs, C.J. 1972. Ecology. The experimental analysis of distribution and abundance. Harper and Row Publishers, New York.

Kramer, P.J. y Kozlowski, T.T. 1960. Physiology of Trees. Mc Graw-Hill Book Company, New York.

Krugman, S.L. 1974. Menodora scabra A. Gray, Rough menodora. In: Seeds of woody plants in the United States. C.S. Schopmeyer, tech. coord. USDA Agric. Handbook 450. Washington D.C.

Krugman, S.L., Stern, W.I. y Schmitt, D.M. 1974. Seed biology. In: C.S. Schopmeyer (ed.), Seeds of woody plants in the United States, USDA Handbook 450, pp 5-40.

Kruuse, M.L. 1980. Algunos factores bióticos y abióticos que inciden en el nivel de ataque de *Holopterus chilensis* Blanch (Col. Cerambycidae) en *Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Kugler, H. 1970. Blütenökologie. Stuttgart: Fischer.

Kuhne, A., Peralta, M., Eguillor, P. y Oyanadel, E. 1985. Distribución, características, potencialidad y manejo de los suelos bajo alerce *Fitzroya cupressoides* en la X Región. Informe I. Boletín Técnico N° 18. Corporación Nacional Forestal, Ministerio de Agricultura, República de Chile.

Kummerow, J. 1960. La extraña vegetación del Parque Nacional Fray Jorge y su importancia en la investigación biológica. Bol. N° 11, U. de Chile.

Kummerow, J. 1962. Mediciones cuantitativas de la neblina en el Parque Nacional Fray Jorge. Boletín U. de Chile N° 28, Stgo.

Lambert, J.M. y Dale, M.B. 1964. The use of statistics in phytosociology. Adv. Ecol. Res. 2: 55-99.

Landaeta, E. 1981. Estudio de las semillas y plantas de vivero para cuatro procedencias de *Nothofagus alessandrii* Espinosa. Tesis, Esc. de Cs. Forestales, Univ. de Chile.

Landrum, L. 1975. Un híbrido entre *Myrceugenia exsucca* y *Myrceugenia lanceolata.* Fac. de Cs. Forestales, Bol. Técn. N° 30: 5-10, U. de Chile.

Landrum, L. y Nimlos, T. 1975. Gradientes florales y morfología asociada del suelo en la Reserva Forestal de Malalcahuello, Chile. Univ. de Chile, Fac. de Cs. Forestales. Bol. Téc. 35: 1-59.

Langlet, O. 1934. Om variationen hos tallen (*Pinus silvestris* L.) och dess samband med klimates. Sverisk Skogsv. För Tidskrift 32, 131-142.

Langlet, O. 1959. Norrlandstallens praktiska och systematizka avgränsning. Sv. Skogus. För Tidskr., 425-436.

Langlet, O. 1963. Patterns and terms of intra-specific ecological variability. Nature, Vol. 200, N° 4904.

Langlet, O. 1971. Two hundred years genecology. Taxon 20 (5/6): 653-722.

Lara, A. 1991. The dynamics and disturbance regimes of *Fitzroya cupressoides* forest in south-central Andes of Chile. PhD Thesis Dep. of Geography of Colorado.

Lara, A. 1993. A 3620-year temperatur record from *Fitzroya cupressoides* tree rings in Southern South America - Science Volumne 260, pp. 1104-1106.

Lara, A. y Cortés, M. 1991. A strategy for the Conservation of Alerce *(Fitzroya cupressoides)* Forests in Chile. Project N° 6045.

Laugenie, C. 1971. Elementos de la cronología glaciar en los Andes chilenos meridionales. Cuadernos Geográficos del sur, N° 1: 7-20. Univ. de Concepción.

Leinbundgut, H. 1970. Der Wald eine Lebensgemeinschapt Franenfeld Schwiez. Verlag Huber.

Lennon, J.A., Martín, E.S., Stevens, R.A. y Wingston, D.L. 1987. *Nothofagus nervosa* (Phil.) Dim. & Mil., the correct name for Raulí Chilean southern beech (N. procera). Arboricultural Journal 11: 323-332.

Le Quesne, C. 1988. Caracterización de bosques de Ciprés de la Cordillera (*Austrocedrus chilensis* (D. Don.) Florín et Boutelje), en Radal- 7 tazas, VII región, Chile. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Le Quesne, C. y Meyer, R. 1990. Estudio Vegetacional de la Isla Mocha. Informe Interno Técnico, Corporación Nacional Forestal, VIII Región.

Lira, J. 1975. *Drimys winteri* Forst.: Importancia industrial, Stgo., Seminario Cátedra Botánica Forestal. Depto. de Silvicultura, Univ. de Chile.

Ljunger, E. 1939. Forest section through the Andes of northern Patagonia. Svensk Botanisk Tidsskrift Bd. 33, H. 4.

Looser, G. 1935. Argumentos botánicos a favor de un cambio de clima en Chile Central en tiempos geológicos recientes. Revista Universitaria, 20: 843-857.

Lorentz, J. 1876. Flore argentine: chapter 7. Su Nappe, R., La Republique Argentine.

Lorenzo, C. 1985. Estructura y funcionamiento natural de un bosque del tipo forestal Alerce (*Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnston) en la Cordillera de la Costa. La Unión. Tesis, Fac. de Cs. Agrarias y Forestales, U. de Chile.

Major, J. 1951. A functional, factorial approach to plant ecology. Ecology 32: 392-412.

Major, J. 1974. Kinds and rates of changes in vegetation and chronofunctions. Pages 8-18. In: R. Knapp (ed.) Vegetation dynamics. Dr. W. Junk. The Hague.

Major, J. y Baunberg, S.A. 1963. Some cordillerean plant species new for Sierra Nevada of California. Madroño 17, 93-109.

Mann, G. 1968. Die Ökosysteme Südamerikes. In: Biogeography and Ecology in South America, pp. 171-229. Edited by E.J. Fittkan, H. Illies, H. Klinge, G.H. Shwabe and H. Sioli. Dr. W. Junk Publishers. The Hague. The Netherlands.

Margalef, R. 1968. Perspectives in Ecological Theory. Chicago; University of Chicago Press.

Markgraf, V. 1987. Paleoclimates of the southern Argentina Andes. Current Research Pleistocene 4, 150-157.

Marks, P.L. 1974. The role of pin cherry (*Prunus pensylvanica* L.) in the maintenance of stability in northern hardwood ecosystems. Ecol. Monogr. 44: 73-88.

Martínez, J.A. y Armesto, J.J. 1983. Ecophysiological plasticity and habitat distribution in three evergreen species of the Chilean matorral. Oecologia (Berlín) 56: 109-116.

Martínez, O. 1981. Flora y Fitosociología de un Relicto de *Pilgerodendron uvifera* (D. Don) Florin en el Fundo San Pablo de Tregua (Valdivia-Chile).

Bosque 4 (1): 3-11.

Martínez, O. 1985. Aspectos de la flora y vegetación del Parque Nacional Vicente Pérez Rosales. Bosque 6: 83-92.

Mascareño, A. 1987. Evaluación de ensayos de semillación y regeneración de Lenga (*Nothofagus pumilio* (Poepp. et Endl.) Krasser) bajo diferentes tratamientos a la cama de semillas en la reserva forestal Trapananda, Coyhaique, XI Región. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Mason, H.L. 1947. Evolution in certain floristic associations in western North America. Ecological Monographs 17: 201-210.

Mayer, W. 1955. Diccionario Geográfico - Etnológico indígena de las provincias Valdivia, Osorno y Llanquihue. Editorial Universitaria, Stgo. 1ª edición.

Mc Intosh, R.P. 1967. The continuum concept of vegetation. Bot. Rev. Vol. 33 (2): 130-187.

Mc Queen, D.R. 1976. The ecology of Nothofagus and associated vegetation in South America. Tuatara 22 (1): 38-68.

Mc Queen, D.R. 1977. The ecology of Nothofagus and associated vegetation in South America. Tuatara 22 (3): 233-244.

Medina, G. y Ojeda, J.F. 1972. Alcance sobre el comportamiento regenerativo del Raulí *(Nothofagus alpina)* (Poepp. et Endl.) Oerst. y sus principales especies asociadas. Tesis, Fac. de Ing. Forestal, U. Austral de Chile.

Mercer, J.H. 1972. Chilean Glacial Chronology 20.000 to 11.000 Carbas- 14 Years Ago: Some Global Comparisons. Science, 176: 1118-1120.

Mercer, J.H. 1976. Glacier History of Southernmost South America. Quaternary Research 6, 125-166.

Mercer, J.H. y Laugenie, C. 1973. Glaciar in Chile endend a Major readvance about 36.000 years ago: some global comparisons. Reprinted from Science, Vol. 192: 1017-1019.

Millanao, D. 1984. Diferenciación genecológica de dos poblaciones de *Drimys winteri* Forst. (IX y X Región, Chile). Tesis, Inst. Silvicultura, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Miller, P.C., Bradbury, D.E., Hajek, E., La Marche, V. y Thrower, N.J. 1977. Past and Present Environment. In: Mooney, H.A. (ed.) Convergent evolution in Chile and California. Mediterranean climate ecosystems. Dowden, Hutchinson y Ross. Stroudsburg: 27-72.

Mirov, N.T. 1967. The Genus "Pinus". The Ronald Press Co. New York.

Mohler, C.L., Marks, P.L. y Sprugel, D.G. 1978. Stand structure and allometry of trees during self-thinuing of pure stands. J. Ecol. 66: 599-614.

Mollenhauer, K. 1975. Estudio de estructura en renovales de *Nothofaghus glauca* (Phil.) Krasser en Bullileo. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

Montaldo, P. 1951. Condiciones ecológicas y dasonómicas de la especie *Araucaria araucana* (Mol.) C. Koch. Tesis, Univ. de Chile, Stgo.

Montaldo, P. 1974. La bio-ecología de *Araucaria araucana* (Mol.) Koch. Bol. Inst. Forestal Latinoamericano de Invest. y Capac. Venezuela 46/48: 3-55.

Montenegro, G., Riveros, F. y Alcalde, C. 1980. Morphological structure and water balance of four Chilean shrub species. Flora, 170, 554-564.

Montenegro, G., Ávila, G. y Schatte, P. 1983. Presence and development of lignotubers in shrubs of the Chilean matorral. Canadian Journal of Botany, 61: 1804-1808.

Mooney, H.A. 1977. Mediterranean type ecosystems. Ed. by F. di Castri and H. Mooney. Springer-Verlag, New York, Heidelberg.

Mooney, H.A. 1977. a) A study of convergent evolution in Chile and California. Mediterranean-type Ecosystems. Dowden, Hutchinson and Ross, Stroudsburg, Pensylvania.

Mooney, H.A. 1977. b) Frost sensibility and resprouting behavior of analogous shrubs of California and Chile. Madroño, 24: 74-78.

Moore, D.M. 1978. Post-glacial vegetation in the South Patagonian territory of the giant ground sloth, Mylodon. Botanical Journal Linnean Society, 77: 177-202.

Moore, D.M. 1983. Flora of Tierra del Fuego. Nelson, England.

Morales, R. 1981. Estudio de intervenciones en un bosque tipo Coigüe según su estructura y distribución horizontal. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Morisita, M. 1959. Measuring of the dispersion of individuals and analysis of the distributional patterns. Mem. Fac. Sci. Kyushu Univ. Ecology 2: 215-235.

Mueller-Dombois, D. y Ellenberg, H. 1974. Aims and methods of vegetation ecology. Wiley, New York.

Müller, C. 1952. Ecological control of hybridization in Quercus: A factor in the mechanism of evolution. Evolution, Vol. 6 (2): 147-161.

Muller-Using, B. y Schlegel, F. 1981. The development of seedlings of Chilean Nothofagus species in a shaded area. Plant Research and Development Vol. 13: 152-184.

Muñoz, C. 1960. Botánica Agrícola. Apuntes de Clases, Esc. Agronomía, U. de Chile. Editorial Universitaria Tomos I y II.

Muñoz, C. y Pisano, E. 1947. Estudio de la vegetación y flora de los parques nacionales de Fray Jorge y Talinay. Agricultura Técnica 7 (2): 70-190.

Muñoz, M. 1980. Flora del Parque Nacional Puyehue. Santiago.

Muñoz, R. 1984. Análisis de la productividad de semillas de *Araucaria araucana* (Mol.) C. Koch en el área de Lonquimay- IX Región. Tesis, Fac. de Cs. Agrarias, Veterinarias y Forestales, U. de Chile.

Murúa, R. y González, L.A. 1981. Estudio de preferencias y hábitos alimentarios en dos especies de roedores cricétidos. Medio Ambiente (Valdivia, Chile) 5: 115-124.

Murúa, R. y González, L. 1985. Producción de semillas de especies arbóreas en la pluviselva valdiviana. Bosque 6 (1): 15-23.

Murúa, R. y Rodríguez, J. 1985. Características del daño por roedores en plantaciones de pino (*Pinus radiata* D. Don).

Nakagoshi, N. y Wada, S. 1990. Population structure and succession in temperate forests of southwestern Japan. Vegetatio 87: 73-84.

Navarro, C. 1992. Estudio de raleo renovales de canelo, sector Hueicolla, Cordillera de la Costa de Valdivia. Instalación y evaluación del ensayo. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile, Valdivia.

Noble, I.R. y Slatyer, R.O. 1980. The use of vital attributes to predict successional changes in plant communities subject to recurrent disturbances. Vegetatio, Vol. 43: 5-21.

Norton, D.A. 1983. Population dynamics of subalpine *Libocedrus bidiwillii* forests in the Cropp River Valley, Westland, New Zealand. New Zealand Journal of Botany, Vol. 21: 127-134.

Novoa, R. 1982. Antecedentes sobre establecimiento y producción de frutos de la especie Ugni Molinae Turcz. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Oberdorfer, E. 1960. Pflanzensoziologische Studien in Chile. Reine. Flora et vegetatio Mundi. Bd. II. Hrsg. R. Tüxen. J. Cramer, Weinheim.

Odum, E.P. 1969. The Strategy of Ecosystem Development. Science 164: 262-270.

Odum, E.P. 1971. Fundamentals of Ecology. Third Edition. W.B. Sounders Company. Philadelphia, PA.

Ogden, J. 1985. An Introduction to plant demography with special reference to New Zealand trees. New Zealand Journal of Botany, Vol. 23: 751-772.

Ogden, J., Wardle, G. y Ahmed, M. 1987. Population dynamics of the emergent conifer *Agathis australis* (D. Don) Sindl. (Kauri) in New Zealand II. Seeding population sizes and gap-phase regeneration. N.Z. Journal of Botany, Vol. 25: 231-242.

Ojeda, N. 1987. Estudio Florístico y Vegetacional del bosque de Roble-Laurel-Lingue, en el centro sur de Chile. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Oliver, C.D. 1982. Stand development - its uses and methods of study. In: Forest Succession and Stand Development Research in the North west. (J.E. Means ed.), pp. 100-111. Oregon State Univ. Press Conallis.

Oltremari, J., Paredes, G., Real, P., Sandoval, V. y Martínez, O. 1983. Plan de manejo y desarrollo del Parque Nacional Chiloé. Informe de Convenio Nº 64. Convenio conaf X Región - UACh.

Oosting, H.J. 1956. The Study of Plant Communities. An Introduction to Plant Ecology. Second Edition. W.H. Freeman and Company, San Fco., 1956.

Oosting, H.J. y Humphreys, M.E. 1940. Buried Viable Seeds in a Successional Series of Old Field and Forest Soils. Torrey Bot. Club. Bull. 67 (4): 253-273.

Ordóñez, A. 1986. Germinación de las tres especies de *Nothofagus* siempreverde (Coigües), y variabilidad en la germinación de procedencias de Coigüe común (*Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst). Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Ormazábal, C. y Benoit, I. 1987. El estado de conservación del género *Nothofagus* en Chile. Bosque 8 (2): 109-120.

Pardos, A. (Ed.). 1988. Mejora genética de especies arbóreas forestales. Fundación Conde del Valle de Salazar. Madrid, España, 428 pp.

Parker, T. y Donoso, C. 1993. Natural regeneration of *Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnston in Chile and Argentina. Forest Ecology and Management. 59: 1-2, pp. 63-85.

Parsons, D.J. 1976. Vegetation structure in the mediterranean serub communities of California and Chile. J. Ecol. 64: 435-447.

Parsons, D.J., Moldenke, A.R. 1975. Convergence in vegetation structure along analogous climatic gradients in California and Chile. Ecology 56: pp. 950-957.

Paskoff, R. 1970. Regards sur la géographie phisique des Andes Meridionales. L' Information Geographique (Paris), Vol. 2, pp. 74-93.

Pauley, S.S. y Perry, T.O. 1954. Ecotypic variation of the photoperiodic response in Populus. Journal of the Arnold Arboretum, Vol. XXXV: 167-188.

Payanhed, B. 1970. Comparison of Methods for Assessing Spatial Distributions of Trees. Forest Science, Vol. 16, Nº 3.

Peet, R. 1974. The measurement of species diversity. Ann. Rev. Ecol. Syst. 5: 285-307.

Peñaloza, R. y Núñez, P. 1982. Estudio de raleo y otras técnicas para el manejo de renovales de Raulí *(Nothofagus alpina)* y Roble *(Nothofagus obli-*

qua). Etapa VI. Informe Anexo. Evaluación preliminar de producción de litter en renovales de Raulí. Informe de Convenio N° 59. Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile, Valdivia.

Peñaloza, R. y Núñez, P. 1985. Estudio de raleo y otras técnicas para el manejo de renovales de Raulí *(Nothofagus alpina)* y Roble *(Nothofagus obliqua)* Etapa VII. a) Segunda evaluación estudio de producción de litter en renovales de Raulí-Roble. b) Segunda evaluación de regeneración de renovales de Raulí-Roble. c) Primera evaluación estudios de raleo. Informe de Convenio N° 80. Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile, Valdivia.

Peralta, M. 1975. Suelos. Ecología y Silvicultura del bosque nativo chileno. Bol. Técnico N° 31, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile, Stgo.

Peralta, M. 1976. Uso, clasificación y conservación de suelos. Servicio Agrícola y Ganadero, Stgo., 377 pp.

Peralta, M. 1977. Informe Forestal de las áreas de Futaleufú y Chaitén. Suelos. Fac. de Cs. Forestales, Depto. de Silvicultura, U. de Chile, Stgo.

Peralta, M. 1978. Suelos de las Islas Guaitecas y de la Isla Concoton en los Chonos. Revista Cs. Forestales, Vol. N° 1: 29-40.

Peralta, M. 1980. Geomorfología, Clima y Suelos del Tipo Forestal Araucaria en Lonquimay. Bol. Técnico N° 57. Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile, Stgo.

Peralta, M. y Gajardo, R. 1977. Informe Forestal de las áreas de Futaleufú y Contao en la X Región. Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

Peralta, M., González, S., Klenner, N. y Besoain, E. 1979. Suelos forestales representativos de la Cordillera de los Andes, en el sector de Contao, Provincia de Chiloé, X Región. Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile. Boletín Técnico N° 55.

Peralta, M., Ibarra, M. y Oyanedel, E. 1982. Suelos del tipo forestal alerce. Ciencias Forestales 2 (2): 39-60.

Pérez, C.R. 1970. Monografía del alerce *(Fitzroya cupressoides)* (Mol.) Johnston. Antecedentes históricos y actuales. Tesis, Ing. Forestal, U. Austral de Chile.

Pérez, C. y Villagrán, C. 1985. Distribución de abundancias de especies en bosques relictos de la zona mediterránea de Chile. Revista Chilena de Historia. Natural 58, 157-170.

Pérez Moreau, R. 1944. Rasgos generales de la provincia botánica antartándica (subprovincia valdiviana). Revista Chilena de Historia. Natural 48: 89-95.

Pérez Moreau, R.A. 1946. Reseña botánica sobre los Parques Nacionales Nahuel Huapi, Los Alerces y Lamin. Adm. Gen. Parques Nac. Bs. As.

Perrín, H. 1964. Sylviculture. Ecole Nationale des Eaux et Forets. 2eme ed., Nancy.

Peters, H. 1984. Estudio de distanciamientos para tres bosques nativos del género *Nothofagus*. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Phillipi, R.A. 1865. Excursión botánica en Valdivia desde las Cuncas en el departamento de La Unión a través de la Cordillera de la Costa. Anales Univ. de Chile 27: 289-351.

Phillips, E.R. 1959. Methods of vegetation study. Holt, Rinehart and Winston, Inc. New York, 187 pp.

Phillips, J. 1934. Succession, development, the climax and the complex organism: an analysis of concepts. Part 2. Jour, Ecol. 23: 210-246, 488-508.

Pickett, S.T.A. 1976. Succession: an evolutionary interpretation. The American Naturalist, Vol. 110, N° 971, pp. 107-119.

Pickett, S.T.A. y Mc Donnell, M.J. 1989. Changing Perspectives in Community Dynamics: A theory of Successional Forces. Tree, Vol. 4, N° 8.

Pielou, E.C. 1959. The use of point-to-plant distances in the study of the pattern of plant population. J. Ecol. 47: 607-613.

Pielou, E.C. 1969. An introduction to mathematical ecology. New York, London: John Wiley.

Pigott, C.D. y Walters, S.M. 1954. On the interpretation of the discontinuous distribution shown by certain British species of open habitats. J. Ecol. 42, 95-116.

Pimstein, C.R. 1974. Contribución al estudio de ecosistemas en comunidades de *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser "Roble Maulino". Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

Pisano, E. 1950. Observaciones sobre la renovación del bosque de laurel y ulmo en la región del lago Llanquihue. Apartado de Agricultura Técnica, 10 (1): 27-49.

Pisano, E. 1954. La vegetación de las distintas zonas geográficas chilenas. Rev. Geogr. de Chile, Terra Australis, N° 11: 95-106.

Pisano, E. 1965. Esquema de clasificación de las comunidades vegetales de Chile. En: Geografía Económica de Chile. CORFO.

Pisano, E. 1973. Fitogeografía de la península de Brunswick Magallanes. I. Comunidades meso-higromórficas e higromórficas. Ans. Inst. Pat., Vol. IV, N° 1 - 3.

Pisano, E. 1975. Ampliación del área distribucional de *Dacrydium fonckii* (Phil.) Florin. Apartado Anales del Inst. de la Patagonia. Vol. VI, N° 1 - 2.

Pisano, E. 1977. Contribución de Enrique Ibar Sierra al conocimiento de la naturaleza de la Patagonia Oriental Austral. Ans. Inst. Pat., Punta Arenas, Vol. 8.

Pisano, E. 1978. Establecimiento de *Nothofgagus betuloides* (Mirb.) Blume (Coigüe de Magallanes) en un valle en proceso de desglaciación. Ans. Inst. Pat., Vol. 9.

Pisano, E. y Dimitri, M. 1973. Estudio ecológico de la región continental sur del área andino-patagónica. I. Ans. Inst. Pat., Vol. IV, N° 1-3.

Poole, A.L. 1964. The flowering, seeding and hybridization of beeches. N. Z. Forest Service. Beech Forestry in the New Zealand Sympossium 2 (5).

Poole, R. 1974. An introduction to Quantitative Ecology. Mc Graw - Hill series in population biology.

Premoli, A. En prensa. Estudio de la variación interespecífica en poblaciones de *Nothofagus antarctica* dentro del Parque Nacional Nahuel Huapi. Centro Regional Universitario Bariloche, U.N.C. Bosque.

Puente, M. 1976. Los bosques de Ciprés de las Guaitecas. En: Informe Forestal de la Región de Alto Palena y Chaitén, Depto. de Silvicultura, Fac. de Cs. Forestales, Univ. de Chile, Stgo. (Mimeografiado).

Puente, M. 1979. Control de raleo en renovales de Raulí. Convenio Inforsa-UACh. Informe de Convenio N° 4.

Puente, M. 1980. Estimación del mantillo acumulado en el suelo en un bosque de Hualo *(Nothofagus glauca)*. Bol. Técn. N° 5. Fac. de Cs. Forestales. U. de Chile.

Puente, M. 1980. Utilización de un bosque de tipo araucaria con criterios de Permanencia. Boletín Técnico N° 57. Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

Puente, M. y Donoso, C. Información sin publicar. Antecedentes sobre bosques alterados de Roble en la precordillera de Curicó.

Puente, M. y Peñaloza, R. 1979. Resultados del establecimiento de un área de ensayo para tratamiento silvicultural de Lenga *(Nothofagus pumilio)* en Coyhaique, XI Región. Informe de Convenio N° 7. Proyecto SERPLAC/CONAF-UACh.

Puente, M., Guerra, G. y Merino, R. 1978. Modelos de rodal para bosques de *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser en Bullileo. Boletín Técnico N° 52. Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

Puente, M., Donoso, C., Peñaloza, R. y Morales, E. 1979. Estudio de raleo y otras técnicas para el manejo de renovales de Raulí *(Nothofagus alpina)* y Roble *(Nothofagus obliqua)*. Etapa I. Identificación y caracterización de renovales de Raulí y Roble. Informe de Convenio N° 5. Proyecto CONAF/PNUD/FAO-CHI/76-003.

Puente, M., Donoso, C., Peñaloza, R. y Morales, E. 1979. Estudio de raleo y otras técnicas para el manejo de renovales de Raulí *(Nothofagus alpina)* y Roble *(Nothofagus obliqua)*. Etapas I y III. Informe Convenio N° 16. Proyecto CONAF/PNUD/FAO-CHI/76-003.

Puente, M., Peñaloza, R., Donoso, C., Paredes, R., Núñez, P., Morales, R. y Engdahl, O. 1980. Estudio de raleo y otras técnicas para el manejo de renovales de raulí y roble. Etapa IV. Informe Convenio N° 37. Proyecto CONAF/PNUD/FAO-CHI/76/003.

Quintanilla, V. 1974. La carta bioclimática de Chile Central. Rev. Geogr. N° 5: 33-58.

Quintanilla, V. 1977. A contribution to the Phytogeographical study of temperate Chile. In: Biogeographica, Vol. 8: 31-41.

Rabassa, J., Rubulis, S. y Suárez, J. 1981. Moraine in-transit as parent material for soil development and the growth of Valdivian rain forest on moving ice: Casa Pangue Glacier, Mount Tronador (Lat. 41°10' S), Chile. Annals of Glaciology 2, pp. 97-102.

Rabotnov, T.A. 1974. Differences between fluctuations and successions: examples in grassland phytocoenosis of the USSR. Pages 20-24 in B. Knapp (ed.). Vegetation dynamics. Dr. W. Junk. The Hague.

Ragonese, A.M. 1977. *Nothofagoxiylon menentezii*, leño petrificado del terciario de General Roca, Río Negro, Argentina. Rev. de Asoc. Paleontológica Arg. Tomo 14, N° 1-4.

Ramensky, L.G. 1924. Die Grundgesetzmassigheiten im Aufbau der Vegetationsdecke. Botan. Central bl., N.F. 7: 453-455.

Ramírez, C. 1978. Estudio florístico y vegetacional del Parque Nacional Tolhuaca (Malleco, Chile). Museo Nacional de Historia Natural Stgo. Pub. Ocasional 24: 3-23.

Ramírez, C. y Riveros, M. 1975. Los alerzales de la Cordillera Pelada: Flora y Fitosociología. Medio Ambiente 1 (1): 3-13.

Ramírez, C., Correa, M., Figueroa, H y San Martín, J. 1985. Variación del hábito y hábitat de *Nothofagus antarctica* en el sur de Chile. Bosque 6 (2): 55-73.

Ramírez, C., Godoy, R. Eldridge, W. y Pacheco, N. 1982. Impacto ecológico del ciervo rojo sobre el bosque de olivillo en Osorno, Chile. Anal. Museo Hist. Natural. Valparaíso 14:197-215.

Ramos, J.C. 1983. Composición y estructura de las comunidades vegetales con Ciprés de la Cordillera *(Austrocedrus chilensis* (D. Don) Florin et Boutelje) en el fundo Las Peñas, VI Región. Tesis, Fac. de Cs. Agrarias, Veterinarias y Forestales, U. de Chile.

Raunkaier, C. 1937. Plant life forms. Transl. by H. Gilbert-Contes. Oxford Univ. Press, London.

Raven, P.H. 1964. Catastrophic selection and edaphic endemism. Evolution 18, 336-338.

Read, J. y Hill, R. 1985. a) Photosynthetic responses to light of Australian and Chilean species of *Not-*

hofagus and their relevance to the rain forest dynamics. New Phytol. 101: 731-742.

READ, J. y HILL, R.S. 1985. b) Dynamics of *Nothofagus*-dominated rainforest on mainland Australia and lowland Tasmania. Vegetatio 63: 67-78.

REAL, P. y SANDOVAL, V. 1983. Bases técnicas de los tratamientos silvícolas para la regeneración y utilización de los bosques de la zona costera de Aysén. IV. Instalación y caracterización de parcelas experimentales. Informe de Convenio Nº 65. Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

REICHE, K. 1970. Grundzüge der Pflanzenverbrëitung in Chile.

RICE, E.L. 1974. Allelopathy. New York: Academic Press.

RIVEROS, F., HOFFMANN, A., ÁVILA, G., ALJARO, M.E., ARAYA, S., HOFFMANN, A.E. y MONTENEGRO, G. 1976. Comparative morphological and ecophysiological aspects of two sclerophyllous Chilean shrubs. Flora, 165: 223-234.

RIVEROS, M. y ALBERDI, M. 1978. Acumulación de hojarasca en un bosque de olivillo (*Aextoxicon punctatum* R. et Pav.) del fundo San Martín (Valdivia, Chile). Bosque 2 (2): 72-82.

ROBERTSON, G.P. y VITOUSEK, P.M. 1981. Nitrification potentials in primary and secondary succession. Ecology, 62 (2), pp. 376-386.

RODRÍGUEZ, D., SOURRONILLE, A., GALLOPÍN, G. y MONTANA, C. 1978. Estudio ecológico integrado de la cuenca del río Manso superior (Río Negro, Argentina) II. Tipos de vegetación. Ans. Parques Nacionales, Tomo XIV: 231-248.

RODRÍGUEZ, J. 1989. Estrategias regenerativas de Alerce (*Fitzroya cupressoides* (Mol.) Johnston) en el sector de Contao, Cordillera de los Andes, Provincia de Palena. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

ROCUANT, L. 1968. Algunos antecedentes sobre el bosque nativo. Notas Informativas Nº 1. Esc. Agron., Univ. de Concepción, Chile.

ROCUANT, L. 1969. Raleos en renovales de Roble (*Nothofagus obliqua* (Mirb.) Oerst.) y Raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.)) en la Cordillera de Nahuelbuta. Circular informativa Nº 26. Univ. de Concepción, Chillán.

ROSAS, C.P. 1991. Estudio de la Vegetación leñosa en áreas afectadas por deslizamientos en el Parque Nacional Puyehue, Osorno (X Región). Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

ROSENFELD, J. 1972. Desarrollo de la regeneración de Raulí (*Nothofagus alpina*) y Coigüe (*Nothofagus dombeyi*) bajo diferentes grados de luminosidad. Tesis, Fac. de Ing. Forestal, U. Austral de Chile.

ROSENMANN, E. 1983. Estudio de la dinámica de la vegetación en el sector costero de la región de Coquimbo. Tesis, Fac. de Cs. Agrarias, Veterinarias y Forestales, U. de Chile.

ROTHKUGEL, M. 1916. Los Bosques Patagónicos. Dir. Gen. Agr. y Defensa Agrícola. Bol. Nº 3, 22 pp.

RUBINSTEIN, A. 1969. Inventario y estudio de producción de un rodal de palma chilena, *Jubaea chilensis* (Mol.) Baillon. (Hacienda Ocoa, Provincia de Valparaíso). Fac. de Cs. Agron. Esc. de Ing. Forestal, U. de Chile.

RUNDEL, P. 1977. The matorral zone of Central Chile. Informe Inédito.

RUNDEL, P. 1981. a) Fire as an ecological factor. Encycl. Plant Physiol., New Ser. 12A, 501-538.

RUNDEL, P.W. 1981. The matorral zone of Central Chile. In: Di Castri, Goodall, D.W. and Specht, R.L. (eds.). Ecosystems of the world 11. Mediterranean type shrublands, pp. 175-201. Elsevier scientific publishing company, Amsterdam.

RUNDEL, P. y WEISSER, P. 1975. La Campana, a new national park in Central Chile. Biol. Conserv. 8.

RUNKLE, J.R. 1979. Gap phase dynamics in climax mesic forests of North America. Ecology 63: 1533-1556.

RUNKLE, J. 1981. Gap regeneration in some old-growth forests of the eastern United States. Ecology, 62 (4) pp. 1041-1051.

RUNKLE, J.R. 1984. Development of woody vegetation in treefall gaps in a beech-sugar maple forest. Holartic Ecol. 7: 157-164.

RUNKLE, J.R. 1985. Disturbance regimes in temperate forest. In: Pickett, S.T.A. & White, P.S. (eds.). The ecology of natural disturbance and patch dynamics, pp. 17-34. Academic Press, New York.

SAKAI, H. y WARDLE, P. 1978. Freezing resistance of trees of the south temperate grove, specially subalpine species of Australasia. Ecology 62: 563-570.

SÁNCHEZ, C. 1986. Estructura y desarrollo de renovales puros y no intervenidos de Canelo (*Drimys winteri* J. et G. Forst.) en la Isla de Chiloé. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile, Valdivia.

SAN MARTÍN, J., FIGUEROA, H. y RAMÍREZ, C. 1984. Fitosociología de los bosques de Ruil (*Nothofagus alessandrii* Espinosa) en Chile central. Revista Chilena de Historia Natural 57: 171-200.

SARVAS, R. 1962. Investigations on the flowering and seed crop. of Pinus silvestris. Comm. Inst. For. Fenn. 53: 1-198.

SCHILLING, G. y DONOSO, C. 1976. Reproducción vegetativa natural de *Araucaria araucana* (Mol.) Koch. Inv. Agric., Vol. 2, Nº 3: 121-122.

SCHLATTER, J. 1979. Reconocimiento de suelo en zona trasandina alrededor de Coyhaique, XI Región. Informe de Convenio Nº 9. Proyecto SERPLAC/CONAF-UACh.

Schlegel, F. 1962. Hallazgo de un bosque de cipreses cordilleranos en la provincia de Aconcagua. Boletín de la Universidad de Chile. N° 32: 43-46.

Schlegel, F. 1966. Estudio florístico y fitosociológico de la Quebrada de la Plata, Maipú. Tesis, Fac. de Cs. de Agronomía, U. de Chile.

Schlegel, F.M. 1981. Las especies de *Chusquea* en Chile: Distribución y características ecológicas. Trabajo presentado al I Simposio Latinoamericano sobre Bambú. No publicado.

Schlegel, F., Veblen, T. y Escobar, B. 1979. Estudio ecológico de la estructura, composición, semillación y regeneración del bosque de Lenga (*Nothofagus pumilio*) XI Región. Informe de Convenio N° 8. Proyecto SERPLAC/CONAF-UACh.

Schmidt, H. 1977. Dinámica de un bosque virgen de *Araucaria-Lenga* (Chile). Bosque 2 (1): 3-11.

Schmidt, H. y Burgos, P. 1977. Estructura y desarrollo natural del bosque de Alerce. En: Informe Forestal de las áreas de Futaleufú y Contao en la X Región, 57-64. Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

Schmidt, H. y Cruz, G. 1990. Diferenciación de unidades estructurales en un bosque virgen de Lenga (*Nothofagus pumilio*) en Magallanes. Ciencias Forestales, Vol. 6, N° 2.

Schmidt, H. y Urzúa, A. 1982. Transformación y manejo de los bosques de Lenga en Magallanes. Ciencias Agrícolas N° 11, CONAF-U. de Chile.

Schmidt, H., Ipinza, R. y Vial, L. 1979. Regeneración en bosque nativo de Raulí I. Estudio Bibliográfico. Documento de Trabajo N° 24. Publicación FAO, Chile.

Schmidt, H., Toral, M. y Burgos, P. 1977. Silvicultura y uso del bosque de araucaria. Trabajos de verano: vicerrectoría de asuntos estudiantiles, Universidad de Chile. Informe Forestal. Región Lonquimay.

Schmidt, H., Toral, M. y Burgos, P. 1979. Aspectos de estructura y de regeneración natural para el manejo silvícola de los bosques de araucaria-lenga de Chile. Facultad de Cs. Forestales, U. de Chile.

Schmidthüsen, J. 1953. Die Grenzen der chilenischen Vegetationsgebiete. Ot. Geographentag Essen 1953. Wiesbaden.

Schmidthüsen, J. 1956. Die raümliche Ordmung der chilenischen Vegetation. In: Schmidthüsen J. et al. Forschungen in Chile.Bonn, Geografisches Institut der Universität Bonn, pp. 1-86.

Schmidthüsen, J. 1960. (Translation of article in the german language). Conifers in the forest associations of the southern Andes. Vegetatio 9: 313-327.

Schmidthüsen, J. 1964. Problems of vegetation history in Chile and New Zealand. Read at the 20th. Int. Geogr. Congress, Sect. Biogeography.

Schoonmaker, P. y Mc Kee, A. 1988. Species composition and diversity during secondary succession of coniferous forests in the western cascade mountains of Oregon. Forest Science, Vol. 34, N° 4: 960-979.

Schott, P.K. *Pinus sylvestris*. Die gemeine kiefer. Beiträge zur Sustematik und Provenienzfrage mit besonderer Berücksichtigung des in Deutschland in den Handel Kommenden Samens. Forstwiss. Central bl. 26.

Scott, D.V. 1974. Description of relationships between plants and environment. In: Handbook of Vegetation Science. Edited by B.R. Strain & W.D. Billings. Editor in Chief R. Tucson.

Scott, J.T. 1974. Correlation of vegetation with environment: a test of the continuum and community-type hypothesis.

Seki, T. 1974. A mass flora of Province of Aysén, Chile. Results of the Second Scientific Expedition to Patagonia by Hokkaido and Hiroshima Universities, 1967. Journal of Science of the Hiroshima University, Vol. 15 (1): 9-101.

Shimwell, D. 1971. The Description and Classification of Vegetation. Univ. Washington Press, Seattle.

Silva, J. 1985. Reproducción sexual y asexual del ulmo y desarrollo del ulmo y tepa bajo cuatro gradientes de sombreado artificial. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Singer, R. y Morello, J.H. 1960. Ectotrophic forest tree mycorrihzae and forest communities. Ecology, Vol. 41, N° 3.

Singer, R. y Moser, M. 1965. Forest Mycology and forest communities in South America. The early fall aspect of the mycoflora of the Cordillera Pelada (Chile) with a mycogeographic analysis and conclusions regarding the heterogenicity of the Valdivia floral district. Mycopathologia et Mycologia Applicata, Vol. 26, Fasc. 2 - 3.

Skottsberg, C. 1910. Übersicht ueber die Wichtigsten pflanzenformationen Sudamerikas S. von 40° ihre geographische verbreitung und beziehungen zum klima. Kungl. Svenska Vetensk. Akad. Handlingar, Band 46, N° 3.

Skottsberg, C. 1948. Apuntes sobre la flora y vegetación de Fray Jorge (Coquimbo, Chile). Acta Horti Gotoburgensis, 18: 91-184.

Smith, R.L. 1980. Ecology and Field Biology. Third Edition. Harper & Row Publishers, New York, 1980.

Smulders, A.M. 1988. Estudio del ritmo de crecimiento de *Nothofagus alpina* (Poepp, et Endl.) Oerst.; *Nothofagus dombeyi* (Mirb.) Oerst. y *Persea lingue* (Nees.) durante sus primeros años de vida. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile, Valdivia.

Solbrig, O.T. 1970. Principles and Methods of Plant

Biosystematics. The Macmillan Biology Series. Giles, N.H. & Torrey, J.G. (eds.), USA.

Spurr, S.H. 1952. a) Origin of the concept of forest succession. Ecology 33: 426-427.

Spurr, S.H. y Barnes, B.V. 1980. Forest Ecology. John Wiley and Sons, Inc. Third Edition, New York.

Stebbins, G.L. 1950. Variation and Evolution in Plants. Columbia University Press, New York.

Stebbins, L. 1970. Variation and Evolution in Plants: Progress During the Past Twenty Years. Essays in Evolution and Genetics.

Stern, C.H.R. 1990. Taphrochronology of Southernmost Patagonia. National Geographic Research 6: 110-126.

Stern, K. y Roche, L. 1974. Genetics of Forest Ecosystems. Ecological Studies 6. Springer-Verlag. New York, Heidelberg, Berlin.

Steubing, L., Alberdi, M. y Wenzel, H. 1983. Seasonal changes of cold resistance of Proteaceae of the South Chilean (Laurel) forest. Vegetatio 52: 35-44.

Stewart, G.H. 1989. Ecological considerations of dieback in New Zealand's indigenous forests. New Zealand Journal of Forestry Science 19 (2/3): 243-249.

Stewart, G.H. y Veblen, T.T. 1982. Regeneration patterns in southern rata (*Metrosideros umbellata*)-Kamali (*Weinmannia racemosa*) forest in central Westland, New Zealand. N.Z. Journal of Botany, Vol. 20: 55-72.

Stoehr, G. 1969. Métodos de reforestación con espino (*Acacia caven* (Mol.) Hook. et Arn.) en la zona semiárida de Chile. Tesis, Fac. de Agronomía, U. Austral de Chile.

Stone, E.C. y Mc Bride, J. 1973. Dune succession on the Monterrey Peninsula. School of forestry and conservation, U. of California. Trabajo no publicado.

Strasburger, E., Noll, F., Schenck, H. y Schimper, A.F.W. 1963. Tratado de Botánica. Ed. Marín, S.A. Barcelona, Bogotá, Bs. As., México, Río, Stgo.

Stuiver, M., Mercer, J.H. y Moreno, H. 1975. Erroneous Date for Chilean Glacial Advance. Science, Vol. 188: 73-74.

Stutz, H. y Thomas, L.K. 1964. Hybridization and introgression in Cowania and Purshia. Evolution 18: 183-195.

Sudzuki, F. 1969. Absorción foliar de humedad atmosférica en tamarugo (*Prosopis tamarugo* Phil.). Bol. Técn. N° 30. Fac. de Agr., U. de Chile, Stgo.

Tajan, P.A. 1989. Crecimiento y resistencia a la sequía de ocho procedencias de Raulí (*Nothofagus alpina* (Poepp. et Endl.) Oerst.), durante el segundo período vegetativo de Valdivia. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile, Valdivia.

Tansley, A.G. 1916. The development of vegetation. A review of Clements "Plant Succession". Jour. Ecol. 4: 198-204.

Tansley, A.G. 1920. The classification of vegetation and the concepts of development. J. Ecol. 8: 118-149.

Tansley, A.G. 1935. The use and abuse of vegetational concepts and terms. Ecology, 16: 284-307.

Tansley, A.G. 1939. The British Islands and their vegetation. Cambridge University Press.

Tapia, R. 1982. Variabilidad estructural de renovales no intervenidos de Canelo en la Reserva Forestal de Valdivia. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Taylor, P. 1977. Quantitative methods in geography. An introduction to spatial analysis. Honghton Mifflin Company Boston.

Thomasson, K. 1963. Araucanian Lakes: Plankton studies in north Patagonia with notes on terrestrial vegetation. Acta Phytogeographica Suecica, 47.

Torres, T. 1985. Plantas fósiles en la Antártica. Boletín Antártico Chileno, Vol. 5, N° 2.

Tortorelli, L.A. 1956. Maderas y bosques argentinos. Editorial ACME, S.A.C.I., Bs. As.

Troncoso, A., Villagrán, C. y Muñoz, 1980. Una nueva hipótesis acerca del origen y edad del bosque Fray Jorge (Coquimbo, Chile). Bol. Museo Nacional de Historia Nat. 37: 117-152.

Thrower, N. y Bradbury, D. 1973. The Physiography of the Mediterranean Lands with Special Emphasis in California and Chile.

Tupper, G. 1983. Análisis estructural y dinámica regenerativa del tipo forestal siempreverde en la Cordillera de la Costa de la Provincia de Valdivia. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

Turesson, G. 1922. a) The species and variety as ecological units. Herditas 3: 100-113.

Turesson, G. 1922. b) The genotypical response of the plant species to the habitat. Hereditas 3: 211-350.

Turesson, G. 1922. c) The controlling effect of the habitat factors upon the genotypical composition of tree species-population. Hereditas 3: 211-350.

Turesson, G. 1923. The scope and import of Genecology. Hereditas 4: 171-176.

Turesson, G. 1925. The plant species in relation to habitat and climate. Hereditas 6: 147-236.

Uebelhor, K. 1984. Struktur und Dynamik von *Nothofagus* Urwäldern in den Mittellagen der valdivianischen Anden Chile. Thesis, Univ. of Munich.

Uetz, G. 1974. Species diversity: A review. The Biologist, Vol. 56, N° 3: 111-129.

Urban, O. 1934. Botánica de las plantas endémicas de Chile. Soc. Imp. Concepción, Concepción.

Urrutia, J. 1985. Análisis bibliográfico y pictórico de semillas y sus procesos germinativos para 32 especies forestales nativas. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

URZÚA, A. 1975. Cambio de estructura en el bosque de *Nothofagus glauca* (Phil.) Krasser. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

URZÚA, J.D., COX, F., REAL, P. y CUEVAS, H. 1980. Utilización silvoagropecuaria de los terrenos de ñadi. Informe Nº 1. Inventario Forestal zona de ñadi. Provincia de Llanquihue. Informe de Convenio Nº 22. Fac. de Ing. Forestal, Serie Técnica, U. Austral de Chile.

VAN DER PIJL, L. 1966. Ecological aspects of fruit evolution. Proc. Ned. Ac. Wet. 69: 587-640.

VAN DER PLANCK, J.E. 1968. Disease Resistance in Plants. New York: Academic Press.

VAN HUSEN, C. 1967. Klimagliederung in Chile auf der Basis von Häufigkeitsuerteilungen der Niederschlagssummen. Freiburger Geographische Hefte 4, 1-113.

VEBLEN, T.T. 1979. Structure and dynamics of *Nothofagus* forests near timberline in south-central Chile. Ecology 60 (5), pp. 937-945.

VEBLEN, T.T. 1982. Regeneration patterns in *Araucaria araucana* forests in Chile. Journal of Biogeography 9: 11-28.

VEBLEN, T.T. 1985. a) Stand dynamics in Chilean *Nothofagus* forests. In: S.T.A. Pickett & P.S. White (eds.). The Ecology of natural disturbance and patch dynamics, pp. 35-51.

VEBLEN, T.T. 1985. b) Forest development in tree-fall gaps in the temperate rain forests of Chile. Nat. Geog. Res.: 1:

VEBLEN, T.T. 1989. Tree regeneration responses to gaps along a transandean gradient. Ecology 70 (3): 541-543.

VEBLEN, T.T. 1993. Regeneration dynamics Chapter 4. In: D.C. Glenn-Lawin, R.K. Peat and T.T. Veblen (eds.). Plant succession: theory and predictions. Chapman and Hall, London.

VEBLEN, T.T. y ASHTON, D. 1978. Catastrophic influences on the vegetation of the valdivian Andes, Chile. Vegetatio Vol. 36, 3: 149-167.

VEBLEN, T.T. y ASHTON, D. 1979. Successional pattern above timberline in south-central Chile. Vegetatio, Vol. 40, 1: 39-47.

VEBLEN, T.T. y ASHTON, D. 1982. The regeneration status of *Fitzroya cupressoides* in the Cordillera Pelada, Chile. Biol. Conserv. 23: 141-161.

VEBLEN, T.T. y DONOSO, C. 1987. Alteración natural y dinámica regenerativa de las especies chilenas de *Nothofagus* de la Región de Los Lagos. Bosque 8 (2): 133-142.

VEBLEN, T.T. y LORENZ, D. 1987. Post-fire stand development of *Austrocedrus-Nothofagus* forests in northern Patagonia. Vegetatio 71: 113-126.

VEBLEN, T.T. y LORENZ, D. 1988. Recent Vegetation Changes along the Forest / Steppe Ecotone of Northern Patagonia. Annals of the Association of American Geographers 78 (1): 93-111.

VEBLEN, T.T. y MARKGRAF, V. 1988. Steppe Expansion in Patagonia? Quaternary Research 30: 331-338.

VEBLEN, T.T. y SCHLEGEL, F.M. 1982. Reseña ecológica de los bosques del sur de Chile. Bosque 4 (2): 73-115.

VEBLEN, T.T. y STEWART, G. 1980. Comparison of forest structure and regeneration on bench and Stewart islands, New Zealand. New Zealand Journal of Ecology, Vol. 3: 50-68.

VEBLEN, T.T.; ASHTON, D. y SCHLEGEL., F. 1979. b) Tree regeneration strategies in a lowland *Nothofagus*-dominated forest in south-central Chile. Journal of Biogeography 6,329-340.

VEBLEN, T.T., DELMASTRO, R. y SCHLATTER, J. 1976. The Conservation of *Fitzroya cupressoides* and its Environment in Southern Chile. Environmental Conservation, Vol. 3, Nº 4: 291-302.

VEBLEN, T.T., SCHLEGEL, F. y ESCOBAR, B. 1979. a) Biomasa y producción primaria de *Chusquea culeou* Desv. y *Chusquea tenuiflora* Phil. en el sur de Chile. Bosque 3 (1): 47-56.

VEBLEN, T.T., SCHLEGEL, F.M. y OLTREMARI, J.V. 1983. Temperate broad-leaved evergreen forests of South America. In: Temperate Broad-Leaved Evergreen Forests, edited by J.D. Ovington. Elsevier, Amsterdam, pp. 5-31.

VEBLEN, T.T., SCHLEGEL, F. y ESCOBAR, B. 1980. Structure and dynamics of old-growth *Nothofagus* forests in the Valdivian Andes, Chile. Journal of Ecology, 68, 1-31.

VEBLEN, T.T., VEBLEN, A. y SCHLEGEL, F. 1979. a) Understory patterns in mixed evergreen-decidous *Nothofagus* forests in Chile. Journal of Ecology 67: 809-823.

VEBLEN, T.T., ASHTON, D.H., SCHLEGEL, F y VEBLEN, A. 1977. a) Plant succession in a timberline depressed by vulcanism in south-central Chile. Journal of Biogegraphy 4: 275-294.

VEBLEN, T.T. ASHTON, D., SCHLEGEL, F. y VEBLEN, A. 1977. b) Distribution and dominance of species in the understory of a mixed evergreen-deciduous *Nothofagus* forest in south-central Chile. J. Ecol. 65: 815-830.

VEBLEN, T.T., DONOSO, C., SCHLEGEL, F.M. y ESCOBAR, B. 1981. Forest dynamics in South-Central Chile. Journal of Biogeography 8: 211-247.

VEBLEN, T.T., MERMOZ, M., MARTÍN, C. y RANULO, E. 1989. Effects of exotic deer on forest regeneration and composition in northern Patagonia. Journal of Applied Ecology, 26: 711-724.

VEBLEN, T.T.; ASHTON, D; RUBULIS, S; LORENZ, D. and CORTÉS M. 1989-*Nothofagus* stand development on in-transit moraines, casa Pangue glacier, Chile. Arctic and Alpine Res. Vol. 21 (2), pp. 144-155.

VILLAGRÁN, C. 1985. Análisis palinológico de los cambios vegetacionales durante el Tardiglacial y Postglacial en Chiloé, Chile. Revista Chilena de Historia Natural 58, 57-69.

VILLAGRÁN, C. 1988. Late Quaternary Vegetation of Southern Isla Grande of Chiloé, Chile. Quat. Res. 29: 294-306.

VILLAGRÁN, C. 1988. a) Expansión of Magellanic Moorland during the Late Pleistocene: Palynological Evidence from Northern Isla de Chiloé, Chile. Quaternary Research 30: 304-314.

VILLAGRÁN, C. 1989. c) Glacial climates and their effects on the history of the vegetation of Chile: a synthesis based on palynological evidences from Isla de Chiloé.

VILLAGRÁN, C. 1991. Historia de los bosques templados del sur de Chile durante el tardiglacial y postglacial. Revista Chilena de Hist. Nat. Vol. 64, Nº 3: 447-460.

VILLAGRÁN, C. y VARELA, J. 1989. Palynological evidence for increased aridity in the central Chilean coast during the Holocene.

VILMORIN, P. Ph. A. de 1862. Exposé historique et descriptif de l' Ecole forestière des Barres près de Nogent-sur-Vernisson (Loiret). Mém. Soc. Imp. Centr. d' Agric. France, année 1862. (Extrait, Paris 1874).

VITA, A. 1966. Reforestación por siembra directa con Quillay (*Quillaja saponaria* Mol.) y Peumo (*Cryptocarya alba* (Mol.) Looser). Tesis, Fac. de Agronomía, U. de Chile.

VITA, A. 1978. Los tratamientos silviculturales. Texto Nº 1. Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

VITA, A. 1989. Ecosistemas de bosques y matorrales mediterráneos y sus tratamientos silviculturales en Chile. Documento de Trabajo Nº 21. Publicación FAO/CHILE.

WADSWORTH, R. 1976. Aspectos ecológicos y crecimiento de Raulí y sus asociados en bosques de segundo crecimiento en las provincias de Bío-Bío, Malleco y Cautín (Chile). Bol. Técnico Nº 37, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

WARDLE, J. 1970. The ecology of *Nothofagus solandri*. 2. The associations. New Zealand Journal of Botany 8: 532-570.

WARDLE, P. 1971. An explanation for alpine timberline. New Zealand Journal of Botany 9: 549-554.

WARDLE, P. 1974. Alpine timberlines. In: J.D. Ines & R.G. Barry, eds., Arctic and Alpine Environments. Methuen, London.

WARDLE, J.A. 1984. The New Zealand Beaches-ecology, utilization and management. New Zealand Forest Service, Caxton Press, Christchurch, New Zealand.

WARING, R. y MAJOR, J. 1964. Some vegetation of the California Coastal Redwood Region in relation of gradients of moisture, nutrients, light, and temperature. Ecological Monographs 34 (2): 167-215.

WARING, R. y SCHLESINGER, W. 1985. Forest Ecosystems. Concepts and Management. Academic Press Inc. Harcourt Brace Jovanovich, Publishers, Orlando, Florida.

WATT, A.S. 1925. On the ecology of the British beechwoods with special reference to their regeneration. Part II. Sections II and III. The development and structure of beech communities on the Sussex Downs. J. Ecol. 13: 27-73.

WATT, A.S. 1947. Pattern and process in the plant community. J. Ecol. 35: 1-22.

WATT, A.S. 1955. Bracken versus heather, a study in plant sociology. J. Ecol. 43: 490-506.

WATT, A.S. 1974. Senescense and regeneration in ungrazed chalk grassland (grassland B) in Breckland: The significance of litter and of moles. J. Appl. Ecol. 11:1157-1172.

WEAVER, J.E. y CLEMENTS, F.E. 1938. Plant Ecology. Mc Graw-Hill Book Co. New York.

WEAVER, J.E. y CLEMENTS, F.E. 1944. Ecología Vegetal, Primera Edición Española. ACME Agency, Soc. Resp. Ltda. Bs. As.

WECK, J. 1975. Waldgefügetypen. Allgemeine Forst Zeitschritt 17: 355-356.

WEIGAND, J., MITCHELL, A. y MORGEN, D. 1992. (Ed. F. Kellogg). Cosestel Rain Temperate Forests: Ecological characteristics, status and distribution worldwide. Ecotrust and Conservation International Ocasional paper series, Nº 1.

WEINBERGER, P. 1973. Beziehungen zwischen mikroklimatischen faktoren und natürlicher Verjüngung araukanopatagonischer *Nothofagus*-Arten. Flora, 162.

WEINBERGER, P. 1974. Verbreitung und Wasserhanshalt araukanopatagonischer Proteaceen in Beziehung zu mikroklimatischen Faktoren. Flora 163: 251-264.

WEINBERGER, P. 1977. The regeneration of the Araucano-patagonic *Nothofagus* species in relation to microclimatic conditions. Rep. from Tuatara, Vol. 22 (3): 245-265.

WELLS, O.O. 1964. Geographic variation in ponderrosa pine. I. The ecotypes and their distribution. II. Correlations between progeny performance and characteristics. Silvae Genetica 13: 89-103, 125-132.

WELLS, O.O. 1964. a) Geographic variation in ponderrosa pine. I. The ecotypes and their distribution. Silvae Genetica 13: 89-103.

WELLS, O.O. 1964. b) Geographic variation in ponderrosa pine. II. Correlations between progeny performance and characteristics of the native habitat. Silvae Genetica 13: 125-132.

WERNER, J. 1987. Determinación de períodos óptimos de estratificación para semillas de diferentes procedencias de Raulí. Tesis, Fac. de Cs. Forestales, U. Austral de Chile.

WHITE, P.S. 1979. Pattern, process, and natural disturbance in vegetation. The botanical review. Vol. 45. Nº 3.

WHITE, P.S. y PICKETT, S.T.A. 1985. Natural disturbance and patch dynamics. Academic Press Inc. (London) Ltd.

WHITEHEAD, D.R. 1969. Wind pollination in the Angiosperms: evolutionary and environmental considerations. Evolution 23: 28-35.

WHITTAKER, R.H. 1951. A criticism of plant association and climatic climax cocepts. North west Science 25: 17-31.

WHITTAKER, R.H. 1953. A consideration of climax theory: The climax as a population and pattern. Ecol. Monogr. 23: 41-78.

WHITTAKER, R.H. 1956. Vegetation of the Great Smoky Mountains. Ecol. Monogr. 26: 1-80.

WHITTAKER, R.H. 1967. Gradient analysis of vegetation. Biol. Rev., 49, pp. 207-264.

WHITTAKER, R.H. 1973. Climax concepts and recognition. Dominance-types. Handbook Veget. Sci. 5: 387-402. Junk. The Hague, Netherlands.

WHITTAKER, R.H. 1973. Direct gradients analysis results. In: R.H. Whittaker (ed.)., Handbook of Veget. Sci. 5: 33-46. Junk, The Hague, Netherlands.

WHITTAKER, R.H. 1974. Climax concepts and recognition. Pages 138-154 in R. Knapp (ed.). Vegetation dynamics. Dr. W. Junk. The Hague.

WHITTAKER, R.H. 1975. Communities and Ecosystems. The Macmillan Company. Collier-Macmillan Current Concepts in Biology. A Macmillan Series, New York.

WHITTAKER, R.H. y FENNEY, P.P. 1971. Allelochemics: chemical interactions between species. Science, Vol. 171. Nº 3973.

WILDE, S.A. 1958. Forest Soils. The Ronald Press Company, New York.

WILHELM, J.R., E.J. 1968. Fire Ecology of the Valdivian Rain Forest. Proc. 8th Conference Tall Timbers Fire Ecology.

WILLIAMSON, C.B. 1975. Pattern and seral composition in an old-growth beech-maple forest. Ecology 56: pp. 727-731.

WINGSTON, D.L. 1979. Nothofagus Blume in Britain. Watsonia 12: 60-61.

WRIGHT, C.S. 1959-1960. Observation on the soils of central Chile. Agricultura Técnica, 19-20, pp. 96-123.

WRIGHT, C. y MELLA, A. 1963. Modifications to the soil pattern of south-central Chile resulting from seismic and associated phenomena during the period May to August 1960. Bulletin of the Seismological Society of America, Vol. 53, Nº 6, pp. 1367-1402.

YÁÑEZ, A., HERRERA, M.A. y MUÑOZ, J.L. 1974. Estudio y descripción de un renoval de *Nothofagus glauca* en la provincia de Maule. Seminario Silvicultura, Fac. de Cs. Forestales, U. de Chile.

YOUNG, S.B. 1972. Subantarctic rain forest of Magellanic Chile: distribution, composition, and age growth rate studies of common forest trees. Antarctic Research Series, 20: 307-322.

YUDELEVICH, M., BROWN, C., ELGUETA, H. y CALDERON, S. 1967. Clasificación Preliminar del Bosque Nativo de Chile. Informe Técnico Nº 27. Inst. Forestal de Chile.

ZIMMERMANN, M.H. y BROWN, C.L. 1971. Trees: Structure and function, Springer-Verlag, New York.

ZINKE, P.J. 1962. The pattern of influence of individual forest trees on soil properties. Ecology, 43: 130-133.

ZOBEL, B. 1972. Gene preservation by means of a tree improvement program. Proc. 13th Meetong Comm. on Fr. Tree Breed. Can. (In press).

ZOBEL, B. y TALBERT, J. 1988. Técnicas de mejoramiento genético de árboles forestales. Ed. Limusa. Noriega eds. México.

ÍNDICE ALFABÉTICO DE MATERIAS

A

Abies alba, 196, 261
abscisión, 27 a 33, 50, 54
abundancia, 99, 126 a 136, 144
Acacia caven, 31, 103, 156, 196, 208, 213, 218, 289, 290, 295, 297, 298, 302
Acacia dealbata, 209
adaptaciones, 27 a 33
Adesmia retusa, 359
Aextoxicon punctatum, 52, 67, 95, 107, 112, 117, 137, 159, 164, 192, 198, 199, 200, 206, 208, 211, 220, 223, 250, 255, 258, 280, 284, 287, 288, 310, 315, 325, 328, 333, 336 a 339, 390, 422, 426, 429, 430, 435, 436, 439, 443, 451
Agathis australis, 398, 402
Akodon longipilis, 208
Akodon olivaceous, 208
alelopatía, 118, 121, 181, 182
Alerce marginal, 390, 392, 405
Alnus glutinosa, 209
Amomyrtus luma, 121, 198, 199, 220, 390, 393, 429, 435, 436, 439, 443 a 446, 450, 451
Amomyrtus meli, 198, 220, 390, 439, 444, 451
amplitud ecológica, 65, 93, 177, 309
amplitud fisiológica, 65, 177, 309
anemocoria, 30, 204, 205, 209, 210, 299, 339
anemofilia, 30, 58, 204
angiosperma, 30
anillamiento, 194
Aphrastura spinicauda, 104
apomixis, 41
Araucaria, 222, 371 a 387
Araucaria angustifolia, 222, 372
Araucaria araucana, 28, 29, 32, 33, 41, 57 a 60, 94, 103, 106, 152, 163, 164, 175, 181, 205, 208, 212, 215, 222, 228, 256, 257, 264, 272, 280, 287, 320, 352, 355, 356, 371 a 387, 414
árbol(es) semillero(s) 108, 183
Arbutus menziessi, 177
Arctostaphylos, 159
área potencialmente aprovechable, 129
área primaria, 245, 249
Aristotelia chilensis, 206, 315, 435, 436
asociación (entre especies), 118, 124, 125
asociación forestal, 86
Astelia pumila, 281, 370
atributos vitales, 171
Austrocedrus chilensis, 33, 51, 58, 59, 95, 140, 142, 156, 163, 164, 175, 202, 204, 219, 221, 228, 264, 272, 283, 310, 313, 317, 320, 325, 351, 357, 371, 372, 378, 387, 414 a 424
autocoria, 30
autoecología, 17 a 19, 171
autogénicas (causas), 245, 248 a 250, 264, 320, 360, 380, 384, 385, 402
autopolinización, 69
autorraleo, 316, 341, 362, 374, 386, 412
autosucesión, 295
autotrófico, 87
Azara lanceolata, 324
Azara petiolaris, 315
Azara sp, 297

B

Baccharis magellanica, 359
Baccharis spp., 78, 299, 379, 436
balocoria, 210
baya, 61
Beilschmiedia berteroana, 211, 295, 327
Beilschmiedia miersii, 156, 202, 211, 290, 295, 297, 300
Berberis buxifolia, 357
Berberis empetrifolia, 380
Berberis pearcei, 374
Berberis spp., 78, 379
biocenología, 85
biocenosis, 87
biogeocenosis, 87
biomasa, 87, 126, 132, 250, 251, 252, 257
biombo climático, 155, 159, 165, 330
biosociología, 85
biotopo 87, 252
bolsones de frío, 160, 171, 356
bosque achaparrado, 352
bosque degradado, 436
bosque esclerófilo, 157
bosque final, 261
bosque intermedio, 261
bosque maulino, 157, 304, 315

bosque mixto (o mezclado), 92 a 99
bosque multietáneo, 106 a 111
bosque principal, 261
bosque puro, 92 a 99, 108, 109
bosque subantártico, 50
bosques costeros templados lluviosos, 267 a 272
brinzal(es), 112, 136, 345, 348, 380, 399

C

Cactáceas, 156
cadena trófica, 87, 88
Caldcluvia paniculata, 121, 204, 216, 280, 283, 286, 393, 429, 435, 436, 450, 453
Calluna spp., 122, 259, 260
Campephilus magellanicus, 104
capacidad competitiva, 173 a 182
capacidad de carga, 21, 89, 90
Capsidium valdivianum, 346
Casia closiana, 157
Castanea dentata, 222, 248, 251, 253
cenozoico, 275, 277, 282
Cervus elaphus, 424
Chilihueque, 334
Chillotrichium rosmarinifolium, 374
chucao 104, 351
Chusquea culeou, 331, 336, 346, 347, 349, 351, 363, 367, 420
Chusquea macrostachya, 446
Chusquea quila, 113, 196, 336, 338, 367, 434, 435, 446
Chusquea sp., 109, 173, 219, 336, 363, 364, 379, 436, 437, 442
Chusquea tenuiflora, 363, 364, 367
Citronella mucronata, 325
cladonia, 259
clímax (comunidad), 252 a 259, 320, 332, 337, 339, 346, 347, 379, 443
cline, 47, 48, 68
cobertura, 126, 131 a 134, 144, 146
coetáneo (rodal), 104
coexistencia, 175
cola de zorro, 227
Colapter pitius pitius, 104
Colletia spinosisima, 296
Colliguaya odorifera, 296
Columba araucana, 104, 206
competencia, 66, 121, 122, 173 a 182, 242
composición florística, 91
compuestas, 285, 287
comunidad(es), 83, 137, 153, 154
comunidad continua, 153 a 155
comunidad discreta, 137, 143, 153, 154, 156, 157, 162 a 164, 352
comunidad tipo, 137, 142
comunidad(es) forestal(es), 83, 169
comunidad(es) vegetal(es), 169
Coníferas, 371 a 424
conservación, 20, 21
continuum, 137, 142, 144, 151, 152, 154, 157, 160, 162 a 166, 255
Coriaria ruscifolia, 436
crecimiento (período de), 221 a 238
crecimiento óptimo, 384, 406
cretácico, 282
Crucíferas, 287
Cryptocarya alba, 35 a 37, 41, 156, 202, 206, 210, 223, 290, 295 a 297, 300, 310, 315, 319, 325, 414
cuaternario, 275, 277, 280, 395
Cupresáceas, 387 a 441
Cyperáceas, 284

D

Dacrydium, 284
Dacrydium cupressinum, 398
Dacrydium fonckii, 281, 371
Dactylorchis incarnata, 60
Dama dama, 424
Dasyphyllum diacanthoides, 204, 241, 333, 345, 346, 347, 350, 363
decurrente (crecimiento), 222
delicuescente (crecimiento), 222
Dendrocopos lignarius, 104
densidad, 127 a 129
densidad relativa, 148
Dromiciops australis, 104
deriva genética, 44, 56, 66
desarrollo, 221, 238
Desfontainea spinosa, 281, 435
desintegradores, 87, 88
desmoronamiento (fase de), 384, 406
detritus, 88
diferenciación genecológica, 46, 47, 52, 68, 69
dinámica de bosques, 17 a 19, 167 a 465
disclimax, 253
diseminación de semillas, 180, 200 a 210
disetáneo (rodal), 104
distribución agrupada, 114 a 117, 122 a 124
distribución al azar, 114 a 116, 118, 122 a 124
distribución horizontal, 114, 126, 127
distribución regular, 114 a 117, 122 a 124
disturbio, 249
diversidad, 250, 251
dominancia absoluta, 148
dominancia relativa, 148
Donatia, 281
Donatia fascicularis, 370
Drimys winteri, 60 a 63, 65, 69, 95, 106, 121, 130, 150,

164, 187, 196 a 199, 202, 206, 209, 213, 219, 228, 230, 241, 255, 281, 283, 284, 286, 290, 295, 314, 356, 357, 370, 374, 389, 390, 399, 400, 405, 408, 409, 412, 413, 426, 429, 430, 431, 433, 437, 439, 442, 444, 446, 450 a 453
durifoliadas, 289

E

ecesis, 242
ecocline, 47, 52, 54, 55, 67 a 69, 176, 324, 332
ecosistema forestal, 19, 26, 85, 87, 160, 170
ecotipo(s), 38, 46, 47, 56 a 58, 60, 61, 63, 64, 67, 68, 70, 71, 176, 179, 324, 374
ecotono, 141, 142, 153 a 156, 162, 351, 352, 374, 387, 423, 424
eficiencia, 87, 88
Elaenia albiceps chilensis, 104
elfinwood, 60
Embothrium coccineum, 27, 36, 38, 52, 95, 164, 202, 204, 211, 281, 357, 379, 389, 390, 399, 409, 433, 436, 439, 450, 451, 453
emergentes, 93, 101, 113
Empetrum, 281, 283
Empetrum nigrum, 281
Empetrum rubrum, 281, 359
endogamia, 69
Enicognathus leptorhynchus, 104, 380
envejecimiento (fase), 384
eoceno, 282
Ephedra, 283, 287
epicórmica (yema), 58, 347
epífitas, 105
epizoocoria, 210
equilibrio dinámico, 256, 257, 258, 387
Escallonia alpina, 281
Escallonia pulverulenta, 297
Escallonia sp., 204, 379
esclerofilia, 61
esclerófilos (arbustos), 289
espacio de crecimiento, 128, 129
estabilidad, 242, 252, 256, 257
establecimiento (de plantas), 216 a 220
estepa, 379, 387, 423, 424
estrategia de claros, 219, 220
estructura (de la vegetación), 17 a 19, 99
estructura (de rodal), 134 a 136
estructura cuantitativa, 99
estructura de edades, 106, 107
estructura horizontal, 94
estructura vertical, 99, 101
etiolación, 344
Eucalyptus globulus, 213, 294, 305, 315, 324, 339, 427
Eucalyptus spp., 26, 121, 204
Eucryphia cordifolia, 32, 41, 113, 118, 121, 137, 164, 181, 189, 190, 192, 198, 199, 204, 206, 219 a 221, 230, 255, 280, 283, 284, 286, 325, 328, 334, 337 a 341, 374, 390, 399, 409, 429, 430, 432, 435, 436, 439, 440, 442 a 446, 448, 450, 453
Eucryphia glandulosa, 204, 332
exclusión competitiva, 171
excurrente (crecimiento), 222

F

Fabiana imbricata, 315
facilitación, 243
Fagus sylvática, 99, 177, 210, 251, 260, 261
fases de regeneración, 261 a 263
fenotipo, 33, 39
Festuca sp., 420
fierrillo, 395, 429
fisionomía, 90, 92, 170
Fitzroya cupressoides, 26, 28, 65, 78, 137, 140, 165, 175, 179, 181, 192, 197, 199, 202, 204, 219, 221, 228, 230, 231, 252, 254, 255, 257, 264, 272, 280, 283, 284, 286, 320, 352, 355, 356, 371, 387 a 407, 409, 410, 414, 416, 452
flora, 170
floreo, 313, 422, 436
flujo de genes, 41, 43, 44, 47, 48
formación forestal, 86
formas de crecimiento, 90
formas de vida, 90
fotoperíodo, 49, 50, 69, 70
Fráxinus sp., 261
frecuencia, 129, 130
frecuencia absoluta, 148
frecuencia relativa, 148
fructificación, 191 a 199

G

gap-phase regeneration, 261, 263, 380
genecología, 25, 44 a 47
genotipo, 33
geocline 47, 49
geología 47, 49
germinación, 210, 216
  epígea, 211, 212, 217
  hipógea, 211, 212
Gevuina, 285
Gevuina avellana, 36, 52, 190, 192, 200, 206, 208, 211, 231, 310, 313, 315, 319, 325, 337, 370, 379, 393, 409, 435, 439, 450
Gilia achilleaefolia 60
Gilia laptantha, 56
Gomortega keule, 118, 202, 207, 211, 314, 322
Gondwana, 282

gradiente de clímax, 255, 259
gramíneas, 284, 286, 379
granodioritas, 372
Grevilla robusta, 121
Gunnera chilensis, 436
Gunnera magellanica, 436
Gutierrezia paniculata, 299

H

hábitat, 170 a 173
hábitat híbrido, 74
heredabilidad, 33
heteroctáneo (rodal), 104
heterotrófico, 87, 88
hibridación, 44, 70 a 81
Hidrangea, 285
hidrocoria, 30, 210
hidromórfico, 290, 324, 387
hidrosere, 244, 245
Hierochloe utricularia, 354
higrófilas, 179, 289 a 295, 322, 426
holoceno, 277, 285 a 288
Holopterus chilensis, 32, 336, 337
Hualve, 60, 140
huilliche, 337
Hydrangea integerrima, 346

I

índice de hibridación, 78, 80
índice de sequedad, 156, 159
índice (s) de similaridad, 143, 144, 156, 158
interferencia, 121, 122
intolerantes (especies), 95, 96, 107, 109, 110, 112, 113, 179, 180, 192, 200, 210, 240, 245, 264, 333, 350, 380, 382, 384
introgresión, 70 a 81

J

jardines recíprocos, 45
jardines uniformes, 45
Jubaea chilensis, 103, 156, 157, 206, 208, 289, 290
Juglans ssp., 121, 211, 222
jurásico (período), 282

K

Kageneckia oblonga, 297, 414
krummholz, 38, 64, 352, 356 a 360, 370, 378, 380

L

Larix europaea, 99
Larrea divaricata, 117
latencia, 210, 213
Laurelia philippiana, 41, 52, 65, 78, 98, 103, 107, 113, 118, 126, 134, 153, 162, 164, 179, 192, 196, 199, 204, 218, 220, 231, 241, 255, 286, 325, 331 a 333, 337, 344 a 350, 363, 390, 393, 399, 429, 430, 433, 436, 439, 442, 443, 446, 450
Laurelia sempervirens, 41, 52, 78, 107, 118, 156, 159, 164, 204, 220, 231, 310, 314, 325 a 328, 333, 337 a 339, 374, 426, 433, 435
Legrandia concinna, 322
Libocedrus bidwillii, 398, 400, 402
Libocedrus decurrens, 177
Lignotubérculos, 33, 295
Lithraea caustica, 28, 31, 35, 37, 52, 156, 206, 214, 290, 296, 299, 315, 319, 325, 414, 416
Lobelia salicifolia, 297
Lomatia dentata, 36, 52, 202, 204, 211, 285, 310, 319, 379
Lomatia ferruginea, 36, 52, 409, 436
Lomatia hirsuta, 36, 52, 142, 219, 315, 319, 378, 418, 420, 422
Lophosoria quadripinnata, 219, 442
Luma apiculata, 435, 436, 439

M

mallín, 408, 414
Malváceas, 287
mamalocoria, 210
mancha blanca, 216
marginal (población), 64 a 67
matorral, 28
Maytenus boaria, 38, 51, 52, 142, 156, 191, 206, 297, 418, 420
Maytenus disticha, 359, 374
Maytenus magellanica, 352, 353
Mediterránea (región), 287, 288, 291 a 293, 314, 325
mesomórfica (zona), 289
mesosere, 244
mesozoico, 279
método de los cuartos, 147 a 152
Metrosideros umbellata, 445
micorriza, 35
Micronigeria fagii, 60, 374
Micrositae ferruginea, 104, 380
migración, 242
mioceno, 282
Mitraria coccinea, 346
monoclímax, 252, 253
monocultivo, 96
monte alto, 95

monte bajo, 95
monte medio, 95
moorland magallánico, 283, 287
morfotipo, 63, 64
Morisita (Índice de), 121 a 126
Muehlenbeckia hastulata, 123, 299
multietáneo (rodal), 104, 114
mutación, 41, 44
Mutisia sp., 296
Myrceugenia, 285, 445
Myrceugenia exsucca, 74
Myrceugenia lanceolata, 74
Myrceugenia ovata, 451
Myrceugenia planipes, 444, 446, 450
Myrtáceas, 163, 206, 281, 286, 337, 379, 431, 446, 452

N

napa freática, 223
nicho de regeneración, 404
nicho ecológico, 71
nivel trófico, 87, 88
Nothofagus, 50, 51, 70, 210
Nothofagus alessandri, 25, 205, 218, 303, 306, 321, 322, 323
  alpina, 26, 41, 54, 55, 75, 95, 97, 106, 107, 118, 120, 140, 153, 160, 162, 164, 170, 178, 181, 189, 190, 195 a 197, 199, 202, 204, 205, 215, 217, 220, 221, 224, 225, 228, 231 a 234, 236 a 238, 253, 280, 284, 286, 287, 303, 312, 315, 321, 322, 325 a 332, 334 a 337, 339, 340, 342, 344 a 346, 348 a 351, 360, 374, 425
  antarctica, 27, 52, 63, 64, 79, 91, 106, 205, 219, 280, 281, 282, 284, 303, 352, 355 a 372, 374, 379 a 382, 389, 390, 399, 409, 413, 420, 424, 436
  betuloides, 28, 75, 76, 103, 130, 140, 163, 165, 205, 280, 281, 283, 284, 303, 352, 356, 357, 369, 389, 391, 393, 399, 400, 409, 410, 412, 413, 426, 432, 436
Nothofagus cunninghami, 351
  dombeyi, 26, 28, 29, 31, 54, 55, 75, 76, 95, 103, 106, 107, 126, 140, 146, 147, 153, 161, 164, 165, 179, 181, 195, 197, 199, 205, 209, 212, 215 a 217, 219, 220, 224, 225, 228, 233, 236, 237, 241, 257, 258, 280 a 284, 286, 287, 303, 310, 312, 315, 321 a 323, 326 a 332, 334, 337 a 340, 342 a 353, 356, 358, 366, 372, 374, 379, 380, 385, 387, 390, 392, 409, 416, 418 a 420, 422, 424 a 426, 432, 435, 436, 452, 453
  glauca, 26, 32, 40, 41, 71 a 73, 78, 80, 95, 103, 107, 126, 141, 150, 156, 157, 159, 196, 198, 205, 208, 212, 218, 220, 223, 233, 264, 303 a 306, 312, 314, 315, 317 a 320, 323, 325, 380, 383, 384, 416, 422, 423
  leoni, 71, 72, 73, 80, 81, 141, 146, 205, 303, 314, 315, 323
  menziessi, 206
  nervosa, 75
  nitida, 65, 75, 76, 140, 195, 197, 199, 202, 205, 219, 233, 255, 281, 283, 284, 303, 357, 389, 391, 399, 400, 405, 409, 413, 429, 432, 433, 436, 439, 451 a 455
  procera, 75
  pumilio, 28, 29, 38, 94, 106, 107, 111, 126, 140, 146, 151, 160, 162 a 165, 195, 197, 202, 204, 205, 215, 219, 220, 228, 235, 254, 263, 264, 269, 280, 282, 284, 286, 303, 320 a 322, 325, 334, 351 a 353, 355 a 357, 372, 376, 377, 379, 380 a 386, 393, 436
  obliqua, 25, 26, 28, 29, 31, 32, 41, 48, 49, 52, 72, 73, 75, 78 a 81, 92, 95, 103, 106, 107, 140, 141, 147, 153, 156, 159, 163 a 165, 191, 196, 197, 202, 204, 205, 208, 215, 217, 219, 220, 228, 233 a 238, 281, 284, 286 a 288, 303, 304, 306, 308 a 310, 313 a 315, 317, 321, 322, 325 a 332, 334 a 340, 342, 351, 352, 360, 374, 375, 414, 416, 420
  obliqua var.
  macrocarpa, 67, 79
nudación, 242

Ñ

ñadis, 64, 140, 278, 356, 425, 428, 429, 436

O

Octodon degu, 300
oligoceno, 282
oportunistas (especies), 242
óptimo ecológico, 34, 35, 177, 179
óptimo fisiológico, 177, 179
orígenes, 27
ornitocoria, 209, 210
Oryctolagus cuniculus, 300
outwash, 436
Ovidia andina, 357
ovidia pillo-pillo, 439
Oxalis sp., 260

P

paleoceno, 282
perfil vertical, 100
periodicidad, 191, 193, 194, 196, 403
Pernettya, 379, 389
Pernettya mucronata, 436
Pernettya pumila, 380

Persea lingue, 41, 52, 104, 107, 117, 156, 159, 162, 192, 201, 206, 211, 212, 220, 223, 235, 284, 286, 295, 314, 319, 325, 328, 333, 337 a 339, 426, 433
Peumus boldus, 156, 157, 202, 206, 211, 213, 297, 300, 310, 319, 431
Picea sitchensis, 122, 261
Pilgerodendron uviferum, 51, 55, 78, 103, 164, 199, 204, 221, 235, 254, 272, 281, 283, 284, 286, 356, 371, 389, 390, 391, 399, 400, 407 a 414
Pinus albicaulis, 60
Pinus contorta, 196
Pinus jeffreyi, 65
Pinus lambertiana, 193, 196, 227
Pinus murrayana, 60
Pinus ponderosa, 56, 65, 68, 191, 196
Pinus radiata, 25, 34, 35, 96, 97, 162, 188, 194, 196, 204, 212, 215, 222, 226, 227, 294, 295, 305, 314 a 316, 324, 325, 329, 331, 427
Pinus strobus, 25
Pinus sylvestris, 45, 47, 49, 175, 177, 194
pioneras (especies), 217, 220, 227, 249, 250, 443, 450
pirámides tróficas, 87, 88
Pitavia punctata, 209, 314, 322
plasticidad, 33 a 39, 44, 45, 52, 68, 299
pleistoceno, 278, 283, 284, 288
Poa obvalata, 379
Podanthus mitique, 157, 296
Podocarpáceas, 162, 192, 282, 285, 337, 371, 446
Podocarpus halli, 398
Podocarpus nubigena, 106, 130, 165, 198, 202, 206, 220, 281, 283 a 285, 357, 371, 389, 391, 393, 399 a 401, 409, 412, 413, 429, 433, 436, 439, 443, 453
Podocarpus saligna, 202, 204, 206, 287, 312, 371, 426
podzolización, 255, 259, 356, 389, 395
policlímax, 253
polimorfismo, 39
polinización, 30, 190, 192, 199
Populus, 42, 69, 196
Populus deltoides, 69
Populus trichocarpa, 69
postclímax, 253
Potentilla glandulosa, 56
preclímax, 251
procedencia (ensayos de), 25, 27, 45, 70, 214, 215
proclímax, 253
productividad, 250 a 252, 257, 260
productores, 87, 88
Prosopis chilensis, 31, 156, 224, 295
Prosopis spp., 196, 208, 213
Prosopis tamarugo, 51, 223
Proteáceas, 162
protección (método), 108, 110, 111, 183
proterandria, 30
protoginia, 30
Prumnopytis andina, 208, 283, 287, 325, 371
Pseudopanax laetevirens, 223, 224, 225, 263, 285, 374, 436
Pseudopanax valdiviensis, 328
Pseudotsuga menziessi, 177, 187, 188, 196, 204
Pteridium aquilinum, 260
Pteroptochus tarnii, 104
Punto-planta (método), 125, 126
Puya sp., 297
Pygarrhichas albo-gularis, 104
Pythium, 216

Q

Quercus, 70, 71, 196, 210, 211, 222, 248, 250 a 252
Quercus douglasii, 78
Quercus havardi, 71
Quercus margeretta, 71
Quercus stellata, 71
Quercus turbinella, 78
Quillaja saponaria, 28, 31, 35 a 37, 52, 156, 202, 204, 222, 290, 294 a 296, 300, 317, 319, 414, 416

R

racecología, 44
raíces zancos, 446
raíz, 31, 222 a 226
raíz adventicia, 41
raíz difusa, 31
raíz dual, 31
raíz extendida, 222
raíz pivotante, 31, 180, 222
raleo, 110
Ranunculus lappaceus, 60
raza ecológica, 38, 44, 47
reacción, 242
recombinación de genes, 41
regeneración, 183 a 220
remanentes originales, 93, 158, 162, 196, 204, 328, 332, 337, 338, 431, 433
renoval(es), 75, 95, 162, 327, 335
renoval mixto, 75
reptantes (raíces tallos), 121, 445
respuesta ecológica, 176, 177, 179
respuesta fisiológica, 176, 179
Retanilla ephedra, 296
Rhaphytamus spinosus, 202
Rhizoctonia, 216
Rhyacionia buoliana, 96
Rinoderma darwinii, 104
rizoma, 118
rizósfera, 104
Robinia pseudoscacia, 213
Rubus sp., 260

S

Salix, 210
saprobos, 88
Satureja gilliesii, 296
Saxegothaea, 285
Saxegothaea conspicua, 103, 113, 126, 162, 198, 199, 220, 224, 225, 235, 255, 333, 345 a 350, 363, 371, 374, 389, 393, 404, 409, 429, 439, 443, 452
Scelorchilus rubecula, 104, 351
Schinus latifolius, 156, 299
Schinus patagonicus, 420
Schinus poligamus, 299
Scytalopus magellanicus, 104
selección (método), 106, 108, 111, 183
selección direccional, 42, 43, 48, 66
selección disruptiva, 42
selección diversificadora, 42, 65
selección estabilizadora, 42, 43, 48, 65
selección natural, 40, 42 a 44
senecio, 379
Sephanoides sephanoides, 104
Sequoia sempervirens, 41, 196, 204
sere, 242
serotinos, conos, 33
silvicultura, definición, 15, 20
simpátrica (especie), 56, 60, 72, 75
Sinecología, 18, 19, 85
Sirex noctilio, 96
sombra de lluvia, 159, 162, 320
Sophora macrocarpa, 74, 213, 297, 315
Sophora microphylla, 74, 209, 213, 314
Sphagnum sp., 256, 394, 400, 410; 413
steady-state, 256, 257, 320, 337, 349, 384
subclímax, 252, 379, 420
sucesión, 239 a 258, 397
sucesión biogénica, 248
sucesión fisiográfica, 245
sucesión primaria, 241, 243
sucesión progresiva, 241
sucesión retrogresiva, 241, 302, 379
sucesión secundaria, 241, 313
sustitución (de tiempo por espacio), 258, 313
Sylviorthorhynchus desmurii, 104

T

tala(s) rasa(s), 109 a 111, 183
tardiglacial, 227, 284
tepual(s), 409, 414, 445
Tepualia stipularis, 121, 281, 283, 389, 391, 400, 408, 409, 410, 412, 413, 444, 445
terciario, 275, 277, 279
Thuja occidentalis, 60
Tipo forestal, 86, 272 a 274
Tipo forestal:
    Alerce, 93, 196, 198, 254, 269, 274, 387 a 407, 414, 443, 445, 452
    Araucaria, 269, 274, 352, 371, 372 a 387
    Ciprés de la cordillera, 103, 274, 305, 311, 414, 426
    Ciprés de las Guaitecas, 254, 274, 407 a 414, 445
    Coigüe de Magallanes, 274, 303, 351, 370
    Coigüe-Raulí- Tepa, 160, 161, 196, 224, 274, 303, 321, 324 a 351, 435
    Esclerófilo, 35, 103, 155, 156, 273, 289 a 302, 305
    Palma chilena, 103, 273
    Roble-Hualo, 26, 40, 58, 95, 103, 149, 273, 303, 304 a 324, 326
    Roble-Raulí-Coigüe, 75, 95, 196, 274, 303, 324 a 351, 431
    Siempreverde, 65, 103, 111, 121, 134, 135, 174, 196, 198, 204, 210, 224, 255, 274, 341, 390, 392, 403, 425 a 455
tolerancia (límites rango, de), 34, 35, 65, 177, 217, 220, 243, 432, 452
tolerantes (especies), 95, 96, 107, 109, 112, 179, 180, 191, 192, 227, 244, 245, 263, 264, 333, 351, 380, 383
topocline, 47
Trevoa trinervis, 157, 296, 297
Trichocereus chilensis, 297
tropófito, 36, 38
Tsuga mertensiana, 60
Tubulifloras, 284
tundras, 287, 371
turbera(s), 64, 287, 356, 389, 413
Turdus falklandii, 104

U

Ugni molinae, 117
Ulex europaea, 117
Umbelíferas, 287
Umbellularia californica, 177

V

Valeriana lapathifolia, 374
valor de importancia, 152, 156
variación
    continua o clinal, 47 a 55, 68, 69, 179, 217
    discontinua o ecotípica, 46 a 48, 56 a 64, 69
    espacial, 137 a 166

varianza
  fenotípica, 33
  genética, 33
  medioambiental, 33
varianza media (cuociente o razón), 117, 122, 123
vicariante (distribución), 56, 57

W

Weinmannia trichosperma, 52, 65, 106, 137, 164, 192, 204, 216, 219, 221, 280, 281, 283 a 286, 314, 334, 337, 340, 341, 357, 374, 389, 393, 399, 400, 405, 409, 429, 432, 433, 436, 442 a 446, 450, 452, 453, 455

X

xerófilas (especies), 179, 296
xerófitas, 296
xeromorfismo, 156, 289
xerosere, 244, 245

Z

zona hidromórfica, 269
zona mesomórfica, 269
zona xeromórfica, 269
zonación, 397
zoocoria, 30

Colección
NUEVA TÉCNICA

INVESTIGACIÓN OPERATIVA. ANÁLISIS DE SISTEMAS.
TOMO I. METODOLOGÍA Y TÉCNICAS
TOMO II. MODELOS
Óscar Barros

MANUAL DE DISEÑO LÓGICO DE INFORMACIÓN ADMINISTRATIVOS
Óscar Barros

INTRODUCCIÓN A LA INFORMÁTICA Y A LOS SISTEMAS DE INFORMACIÓN ADMINISTRATIVOS
Óscar Barros, Antonio Holgado, Víctor Pérez

SISTEMAS DE ADMINISTRACIÓN DE BASE DE DATOS
Víctor Pérez, José Pino

CURSO DE COMPUTACIÓN E INFORMÁTICA
(4 TOMOS)
Víctor Pérez, José Pino

FUNDAMENTOS DE ANÁLISIS Y CONTROL FINANCIERO EN LA EMPRESA
Víctor Pérez

EL VINO CHILENO
Óscar Bustos

CULTIVO DE FRUTALES MENORES
Fusa Sudzuki

AGRICULTURA GENERAL Y ESPECIAL
Hugo Águila Castro

PASTOS Y EMPASTADAS
Hugo Águila

DE LA SOCIEDAD ANÓNIMA Y LA RESPONSABILIDAD CIVIL DE LOS DIRECTORES
Guillermo Carey B.

CULTIVO DE HORTALIZAS
Vicente Giaconi, Moisés Escaff

PRODUCCIÓN DE CARNE BOVINA
Eduardo Porte

EQUINOS DE TIRO
Eduardo Porte

TÉCNICAS DE PSICOTERAPIAS DINÁMICAS
Ramón Florenzano

GEOGRAFÍA AGRÍCOLA DE CHILE
Manuel Rodríguez

ECOLOGÍA FORESTAL. EL BOSQUE Y SU MEDIO AMBIENTE
Claudio Donoso

BOSQUES TEMPLADOS DE CHILE Y ARGENTINA. ECOLOGÍA FORESTAL
Claudio Donoso

ADMINISTRACIÓN FINANCIERA PARA EMPRESAS EN PAÍSES EN VÍAS DE DESARROLLO. VOL. I
George C. Philippatos, Ramón Ramos

ADMINISTRACIÓN FINANCIERA PARA EMPRESAS EN PAÍSES EN VÍAS DE DESARROLLO. VOL II
George C. Philippatos, Ramón Ramos

LA ENSEÑANZA CLÍNICA AL LADO DEL ENFERMO
Augusto Manríquez, Alberto Estévez

ODONTOLOGÍA PEDIÁTRICA
Fernando Escobar

INFORMÁTICA EDUCATIVA
Jaime Sánchez

HACIA UNA APICULTURA MODERNA
Rodolfo Lesser

9 789561 109261 >

[redacted]

3 000102 625993

Como su nombre lo indica, "Bosques templados de Chile y Argentina. Variación, estructura y dinámica", que ahora ponemos a disposición de autoridades y profesionales que concentran el manejo de la riqueza forestal, de tan alta demanda mundial e indiscutible incidencia en nuestra economía, se aboca al estudio de la Sinecología Forestal, parte de la Ecología Forestal que analiza las poblaciones y comunidades forestales, es decir, los bosques. El autor acude, para ello, al uso de los conceptos y técnicas de trabajo universalmente en uso en estos momentos, como también a las numerosas fotografías, gráficos y tablas estadísticas actualizadas que ilustran sus páginas.

Esta obra es un complemento del volumen "Ecología Forestal. El bosque y su medioambiente", del mismo autor, publicado anteriormente también por Editorial Universitaria y dedicado al estudio de la interrelación de los árboles –concebidos como individuos– con los diferentes factores del medioambiente.

Especial atención se otorga en el libro a la urgencia de la observancia impostergable de las leyes que regulan el equilibrio medioambiental y social en la explotación del bosque nativo, advirtiendo sobre el daño que representa la destrucción de los ecosistemas para los más variados aspectos de la vida del hombre, de alguna manera centrados en torno a dos grandes focos: la calidad de vida y el funcionamiento de la economía.

Claudio Donoso es ingeniero forestal, profesor titular de la Facultad de Ciencias Forestales de la Universidad Austral de Chile y ha realizado estudios de postgrado en la Universidad de California, en Berkeley.

EDITORIAL UNIVERSITARIA